

SÉRIE A, n° 3756

N° D'ORDRE :

4607

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ERNEST BÖSIGER

1^{re} THÈSE. — SUR LE DEGRÉ D'HÉTÉROZYGOTIE DES POPULATIONS NATURELLES DE *Drosophila melanogaster* ET SON MAINTIEN PAR LA SÉLECTION SEXUELLE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

27 JUIN 1962

devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT..... *Président.*

TEISSIER..... } *Examineurs.*

BERGERARD..... }

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

—
1962

SÉRIE A, N° 3756

N° D'ORDRE :

4607

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ERNEST BÖSIGER

1^{re} THÈSE. — SUR LE DEGRÉ D'HÉTÉROZYGOTIE DES POPULATIONS NATURELLES DE *Drosophila melanogaster* ET SON MAINTIEN PAR LA SÉLECTION SEXUELLE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT..... Président.

TEISSIER..... } Examineurs.
BERGERARD..... }

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1962

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen J. PÉRÈS

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	JUNG	T	Pédrographie.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.	TRILLAT	T	Microscopie et diffraction électronique.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.	WIEMANN	T	Chimie org. et structurale.
PÉRÈS	T	Mécanique des fluides et applications.	JACQUINOT	T	Spectroscopie (Orsay).
J. BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
PLANTEFOL	T	Botanique.	DESTOUCHES	T	Théories physiques.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.	M. PRUVOST	T	Géologie.
PRÉVOST	T	Chimie organique.	AMIEL	T	Chimie des Solides.
BOULIGAND	T	Analyse appliquée à la Géométrie.	HOCART	T	Minéralogie et Cristallographie.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.	J.-P. MATHIEU	T	Recherches physiques.
WYART	T	Minéralogie et Cristallographie.	COUTEAUX	T	Biologie animale (P.C.B.)
TEISSIER	T	Zoologie.	MAY	T	Zoologie (Orsay).
MANGENOT	T	Biologie végétale (Orsay).	CUOQUET	T	Théorie des fonctions et Topologie.
P. AUGEN	T	Physique quantique et Relativité.	FELDMANN	T	Biol. végétale (P.C.B.).
MONNIER	T	Physiologie des Fonctions.	GUINIER	T	Physique des solides (Orsay).
PIVETEAU	T	Paléontologie.	JOST	T	Physiologie comparée.
ROCARD	T	Physique (E.N.S.).	FORTET	T	Calcul des probabilités.
H. CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).	SCHWARTZ	T	Calcul différentiel et intégral.
LAFFITTE	T	Chimie générale.	CHOUARD	T	Physiologie végétale.
FAVARD	T	Géométrie supérieure.	MALAVARD	T	Aviation (Techn. Aéronautique).
COULOMB	T	Physique du Globe.	BRELOT	T	Calcul différentiel.
M ^{lle} COUSIN	T	Biologie.	NORMANT	T	Synthèse organique générale.
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.	BÉNARD	T	Chimie (E.N.S.C.P.).
P. DRACH	T	Zoologie.	BUYAT	T	Botanique (E.N.S.).
KASTLER	T	Physique (E.N.S.).	DUGUÉ	T	Statistiques mathématiques.
EPHROSSI	T	Génétique.	SOULAIRAC	T	Psychophysologie.
RIVIÈRE	T	Géologie (Orsay).	ULRICH	T	Physiologie végétale (E.N.S.).
GAUTHERET	T	Biologie (P.C.B.).	MARÉCHAL	T	Optique théorique et appliquée.
LUCAS	T	Recherches physiques.	KIRRMANN	T	Théories chimiques.
A. THOMAS	T	Biologie cellulaire.	CHADEFAUD	T	Botanique.
ARNULF	T	Optique appliquée.	M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie.
MAX MORAND	T	Physique. Enseignement.	SALEM	T	Mathématiques générales.
SOLEILLET	T	Physique (P.C.B.).	LELONG	T	Mathématiques générales.
FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.	DEVILLERS	T	Anatomie et Histologie comparées.
DANJON	T	Astronomie.	EHRESMANN	T	Topologie algébrique
PETIT	T	Biologie maritime.	FRANÇON	T	Physique (S.P.C.N.).
QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.	GLANGEAUD	T	Géographie physique et Géologie dynamique.
GALLIEN	T	Embryologie.	GODEMENT	T	Mathémat. (M.P.C.).
EICHORN	T	Biologie végétale (P.C.B.).	PISOT	T	Calcul des Probabilités.
DE CUGNAC	T	Biologie végétale (S.P.C.N.).	E. ROCH	T	Géologie.
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.	SCHATZMANN	T	Astrophysique.
THELLIER	T	Physique du Globe.	TERMIER	T	Paléontologie stratigraphique.
L'HÉRITIER	T	Biologie générale (Orsay).	ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.
GRIVET	T	Radioélectricité (Orsay).	LENNUIER	T	Physique (P.C.B.).
PONCIN	T	Mécanique générale.	RIZET	T	Génétique (Orsay).
DUBREIL	T	Arithmétique et théorie des nombres.	ROUTHIER	T	Géologie appliquée.
QUELET	T	Chimie organique.	M ^{me} TONNELAT	T	Relativité.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.	DIXMIER	T	Mathématiques (M.P.C.).
CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.	SOUGHAY	T	Chimie (P.C.B.).
CUVILLIER	T	Micropaléontologie.	AIGRAIN	T	Electrotechn. générale.



PROFESSEURS (suite)

BRUSSET	Chimie minérale.	M ^{lle} QUINTIN	T	Electrochimie.
M. LEVY	T Physique théorique des hautes énergies (Orsay).	MONOD	T	Biochimie cellulaire.
M ^{me} CHAIX	T Chimie biologique.	BENOIT	T	Physiologie animale (Orsay).
M ^{me} HUREL-PY	T Biologie végétale (P.C.B.).	DE POSSEL	T	Analyse numérique.
PIAUX	T Chimie (S.P.C.N.).	CHARLOT	T	Chimie analytique.
BRUN	T Mécanique expérimentale des fluides.	HAÏSSINSKY	T	Radiochimie.
LEDERER	T Chimie biologique.	LEMÉE	T	Physiologie (B.M.P.V.) (Orsay).
M ^{me} DUBREIL	T Mathématiques (Agrég.).	GUÉRIN	T	Chimie (Orsay).
M ^{me} LELONG	T Mathématiques (E.N.S.).	M. CHATELET		Chimie (P.C.B.).
BELLAIR	T Géologie (S.P.C.N.).	JEAN		Physique (Orsay).
COTTE	T Physique (M.P.C.).	MATTIER	T	Physique (Orsay).
J. E. DUBOIS	T Chimie (M.P.C.).	LOUIS MICHEL		Physique théorique (Orsay).
LAMOTTE	T Zoologie (E.N.S.).	RUMPF		Chimie (P.C.B.).
André MICHEL	T Chimie minérale (Orsay).	BERGERARD		Biologie animale (S.P.C.N.) (Orsay).
OLMER	T Énergétique générale.	BERTIN		Electronique (Orsay).
ROUAULT	T Physique.	BOUSSIÈRES		Chimie des radioéléments (Orsay).
GAUTHIER	T Mécanique appliquée.	M ^{me} COUTURE		Thermodynamique et Mécanique physique.
BARCHIEWITZ	T Chimie physique.	ELLENBERGER		Géologie appliquée.
BROSSEL	T Physique atomique.	FRANC		Biologie animale (P.C.B.).
BUSER	Biol. animale (P.C.B.).	SCHNELL		Botanique tropicale (Orsay).
CAMUS	Biol. végétale (P.C.B.).	STOLKOWSKI		Biologie animale (P.C.B.).
CASTAING	T Physique (Orsay).	ACHER		Chimie biologique (Orsay).
CURIEN	T Minéralogie et cristallographie.	BAUDOIN		Biologie.
MOYSE	T Physiol. vég. (Orsay).	BEAUMONT		Biologie animale.
PANNETIER	T Chimie (Orsay).	BLAMONT		Géophysique ionosphère.
POSSOMPES	T Biol. animale (P.C.B.).	BOURREAU		Biologie végétale (S.P.C.N.) (Orsay).
PULLMAN	Chimie théorique.	D. CURIE		Physique (M.G.P.).
TEILLAC	T Physique nucléaire et Radioactivité (Orsay).	DURAND-DEIGA		Géologie.
TONNELAT	Biologie physico-chimique.	FRÉON		Chimie organique (Orsay).
VILLE	T Économetrie.	HELLER		Physiologie végétale.
WILLEMART	Chimie (P. C. B.).	TORTRAT		Calcul des probabilités.
DODÉ	T Chimie (Orsay).	CAILLEUX		Géologie (S.P.C.N.).
FREYMANN	T Physique (S.P.C.N.).	MAGNAN	T	Physique (P.C.B.).
GUINOCHET	T Biologie végétale (Orsay).	DAUDEL		Mécanique ondulatoire appliquée à la Chimie théorique et à la Physique nucléaire.
ROLLET	T Chimie (P.C.B.).	M ^{lle} FOURCROY		Biologie végétale (S.P.C.N.).
M ^{lle} JOSIEN	T Chimie (P.C.B.).	BARRAUD		Physiologie cellulaire.
CHEVALLEY	T Géométrie algébrique et Théorie des groupes.	NOIROT		Évolution des êtres organisés.
ARNOULT	T Electronique (Orsay).	M ^{me} FOURÈS-BRUHAT	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
CHAPELLE	T Physique (Orsay).	M ^{lle} VEIL		Physiologie générale.
DELANGE	T Mathématiques (Orsay).	LWOFF	T	Microbiologie.
DENY	T Mathématiques générales (Orsay).	SIESTRUNCK	T	Mécanique physique et expérimentale.
GERMAIN	T Mécanique théorique des fluides.	LACOMBE	T	Métallurgie (Orsay).
G. LUCAS	T Géologie.	BROCHARD	T	Physique (P.C.B.) (Orsay).
ALLARD	T Chimie physique.	CABANNES	T	Mécanique générale.
BERTHELOT	T Physique fondamentale des hautes énergies (Orsay).	LESIEUR	T	Mathématiques (M.P.C.) (Orsay).
BRICARD	T Météorologie.	MAZET	T	Mécanique générale (Orsay).
M ^{me} ALBR-FESSARD	Psycho-physiologie.			
FRIEDEL	Physique des solides (Orsay).			
M. JULIA	Chimie organ. structurale.			
LENDER	Biologie animale (S.P.C.N.) (Orsay).			
MAGAT	Physico-chim. des rayonnements.			

Secrétaire Général R. POULLAIN

SUR LE DEGRÉ D'HÉTÉROZYGOTIE
DES POPULATIONS NATURELLES
DE *DROSOPHILA MELANOGASTER*
ET SON MAINTIEN
PAR LA SÉLECTION SEXUELLE

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	5
MATÉRIAUX ET TECHNIQUES :	
A. — Matériaux	7
B. — Techniques et conditions expérimentales	8
PREMIÈRE PARTIE. — ÉTUDE DE LA SÉLECTION SEXUELLE ET DE SON RÔLE DANS LE MAINTIEN DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DES POPULATIONS DE <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i>	
TRAVAUX ANTÉRIEURS	12
A. — Sélection sexuelle interspécifique	13
B. — Sélection sexuelle intraspécifique	15
CHAPITRE PREMIER. — LES ÉCARTS À LA PANMIXIE DANS LES POPULATIONS EXPÉ- RIMENTALES	19
A. — Populations temporaires	19
a) Populations constituées des souches « cn » et « v »	19
b) Populations constituées des souches « v » et sauvages « Oregon R-C »	21
c) Proportions des deux types de mâles	25
d) Expériences avec des femelles anesthésiées	26
e) Temps de contact prolongé	26
f) Évolution des souches dans le temps	27
B. — Populations permanentes	28
C. — Influence de l'âge des Mouches sur les écarts à la panmixie.	32
a) Populations composées des souches « cn » et « v »	32
b) Populations composées des souches « v » et sauvages « Oregon R-C »	34
c) Age au premier accouplement des Mouches « v » et sau- vages	36
d) Maturité sexuelle des mâles « cn » et « v »	37
e) Age au premier accouplement des Mouches « cn » et « v »	38
CHAPITRE II. — MESURE DE LA VIGUEUR DES MALES ET OBSERVATION DE LEUR COMPORTEMENT	39
A. — Observation du comportement des mâles	39
B. — Détermination de la vigueur des mâles « cn » et « v »	45

	Pages
CHAPITRE III. — DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DE LA VIGUEUR DES MÂLES	49
INTRODUCTION	49
A. — Comparaison de plusieurs souches homozygotes pour « cn ».	50
B. — Étude des souches « cn » et « v » après croisement avec une souche sauvage et après isogénéisation	52
a) « Croisement hors du clan ».	52
b) Isogénéisation	54
C. — Comparaison de souches de laboratoire et de souches provenant de populations naturelles	57
D. — Comparaison de mâles hybrides avec les mâles des souches parentales.	60
E. — Causes de l'hétérosis	62
a) Élimination de gènes létaux	62
b) Élimination de gènes de stérilité	62
c) Influence du degré d'hétérozygotie pour les polygènes.	63
d) Durée de l'hétérosis pour la vigueur des mâles	64
CHAPITRE IV. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS	66
A. — Panmixie	67
B. — Avantage des mâles sauvages	67
C. — Homogamie	68
D. — Choix des partenaires	69
E. — Déterminisme génétique de la vigueur des mâles	72
F. — L'hétérosis et ses conséquences pratiques	75
G. — Rôle de la sélection sexuelle intraspécifique dans la spéciation.	76
DEUXIÈME PARTIE. — HÉTÉROGÉNÉITÉ DES POPULATIONS NATURELLES DE <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i>	
INTRODUCTION	81
CHAPITRE V. — FRÉQUENCE DES MUTATIONS ET DES PHÉNOCOPIES DANS LES POPULATIONS NATURELLES DE <i>D. MELANOGASTER</i>	84
A. — Étude de femelles capturées dans des populations naturelles.	84
B. — Étude de la descendance de femelles capturées dans des populations naturelles	88
a) Nombre de femelles portant des mutants.	89
b) Nombre de mutants par femelle	91
CHAPITRE VI. — NATURE MORPHOLOGIQUE ET FRÉQUENCE DES CARACTÈRES MUTANTS TROUVÉS DANS LES POPULATIONS NATURELLES	93
CHAPITRE VII. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	100
RÉSUMÉ	104
SUMMARY	107
ZUSAMMENFASSUNG	110
BIBLIOGRAPHIE	113

INTRODUCTION

L'espèce est un des grands problèmes de la biologie, qui suscite encore de nos jours des discussions passionnées. Si l'évolution des espèces fut pendant longtemps du domaine de la paléontologie, de l'anatomie comparée et de l'embryologie, c'est maintenant surtout la génétique évolutive qui fait progresser nos connaissances du problème.

L'étude des populations expérimentales et des populations naturelles de *Drosophiles* a apporté beaucoup de faits nouveaux au cours des deux dernières décades. Ainsi, il est solidement établi que plusieurs mécanismes d'isolement reproductif empêchent l'échange de gènes entre les espèces et contribuent à la conservation de la norme des espèces.

A l'intérieur d'une population mendélienne par contre on admettait *a priori* qu'aucune barrière n'entrave la panmixie intraspécifique. Dans ce sens DOBZHANSKY (1951) a défini la population mendélienne comme une communauté reproductrice d'individus sexués et se croisant, qui participent à un patrimoine commun de gènes. Il y a différents types de populations mendéliennes. La plus étendue est l'espèce biologique. Elle est subdivisée en sous-espèces, races ou populations locales, qui sont autant de formes de populations mendéliennes. La forme la plus restreinte d'une population mendélienne est, selon la définition de WRIGHT (1943), l'unité panmictique : un groupe d'individus des deux sexes ayant atteint la maturité sexuelle et ayant tous la même probabilité d'accouplement.

La question se posait pourtant, si la panmixie est réellement la règle générale dans les populations mendéliennes ou s'il existe un isolement sexuel intraspécifique, qui pourrait favoriser l'évolution d'une espèce grâce aux croisements préférentiels entre femelles et mâles d'un génotype muté. Il va de soi que la connaissance des facteurs qui règlent les croisements dans une population mendélienne est primordiale pour la génétique des populations, notamment pour les prévisions sur la marche de l'évolution des fréquences de gènes dans une population.

Un certain nombre de chercheurs, qui seront cités ultérieurement, se sont attaqués à ce problème. Mais leurs conclusions sont encore contradictoires pour la plupart des questions posées.

Nous reprenons donc dans la première partie de ce travail le problème de la sélection sexuelle intraspécifique à la base. Les recherches portent sur la panmixie dans les populations mendéliennes de *D. melanogaster*, sur l'avantage des mâles sauvages sur les mâles mutants, sur l'isolement sexuel du type homogamique et sur le choix des partenaires. L'analyse est ensuite concentrée sur les facteurs qui pourraient être responsables des écarts à la panmixie et sur le déterminisme génétique de ces facteurs. En conclusion de la première partie on essaiera de construire une hypothèse cohérente sur le rôle que joue la sélection sexuelle intraspécifique dans la sélection naturelle et dans l'évolution des espèces.

La deuxième partie du travail traite du degré d'hétérozygotie des populations naturelles de *D. melanogaster*. De nombreux travaux sur les Drosophilides et sur d'autres animaux ont révélé le polymorphisme des populations naturelles. Notre étude essaie d'établir la fréquence des Mouches capturées dans des populations naturelles, qui portent des phénotypes ou des mutants à l'état homozygote, ainsi que la fréquence des loci mutés qui s'y trouvent à l'état hétérozygote. Il sera dressé un inventaire aussi complet que possible de tous les mutants qu'on peut trouver dans une population naturelle de *D. melanogaster*.

M. le Professeur TEISSIER m'a proposé ce sujet de travail dès 1947, à la suite de ses propres recherches sur l'évolution des populations expérimentales de *D. melanogaster* et de celles de ses élèves sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepæa nemoralis* (LAMOTTE, 1951) et de *Jæra marina* (BOCQUET, 1953).

Je suis très heureux d'exprimer ici à M. TEISSIER ma profonde reconnaissance pour la bienveillance avec laquelle il m'accueillit d'abord pour deux stages de courte durée au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences et plus tard au Laboratoire de Génétique évolutive et de Biométrie du C. N. R. S. et pour l'intérêt qu'il témoigna à mes travaux, ainsi que pour les conseils et encouragements par lesquels il me permit de m'initier aux méthodes de travail et aux manières de penser de la génétique évolutive.

Je suis très content de l'occasion d'exprimer toute ma gratitude au Centre National de la Recherche Scientifique, qui m'a permis, grâce à la générosité des moyens matériels et des bourses qu'il m'a accordés, d'accomplir cette longue recherche dans l'incomparable cadre de travail que constitue le groupe des laboratoires du C. N. R. S. à Gif-sur-Yvette.

Je tiens aussi à exprimer ma reconnaissance à M. le Professeur L'HÉRIETIER pour l'intérêt qu'il a témoigné au déroulement de mes recherches.

J'apprécie vivement l'honneur que M. le Professeur GRASSÉ, Membre de l'Institut, a bien voulu me faire en acceptant de publier ce travail dans la revue qu'il dirige.

Il m'est agréable d'avoir enfin l'occasion de remercier ici chaleureusement ma femme, qui prenait si souvent et si consciencieusement soin des élevages de Drosophiles et qui se chargea de la fastidieuse dactylographie de la thèse ; ainsi que M. BERGERARD, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, qui a bien voulu accepter de lire le manuscrit, et qui m'a donné de précieux conseils pour la rédaction.

J'adresse également mes remerciements empressés à tous les collègues et aux correspondants qui m'ont procuré des souches de Drosophiles, ainsi qu'à Mme LEBoulLEUX, technicienne du Laboratoire de Génétique évolutive, qui assura si efficacement l'entretien des souches.

MATÉRIAUX ET TECHNIQUES

A. — Matériaux.

Les souches de *Drosophila melanogaster* qui ont servi à ce travail peuvent être classées selon leur origine dans deux catégories. Dans la première figurent les souches qui proviennent de l'Institut de Génétique de la Faculté des Sciences de Paris et antérieurement de laboratoires américains. Il n'a pas été possible de remonter jusqu'à l'origine de chacune de ces souches. Mais il est certain que presque toutes ont été élevées pendant des dizaines d'années au laboratoire. Cinq à dix couples sont choisis pour le repiquage à chaque génération et le degré de consanguinité de ces souches est de ce fait élevé, au moins pour celles qui n'ont pas été contaminées accidentellement. A côté d'une souche sauvage « Oregon R-C », huit souches mutantes ont été utilisées : quatre portant des gènes liés au sexe : « Bar » (B), « forked » (f), « vermillion » (v), « white » (w), trois souches avec des gènes localisés sur le deuxième chromosome : « brown » (bw), « cinnabar » (cn), et « vestigial » (vg) et une souche homozygote pour le gène « ebony » (e) situé sur le troisième chromosome. On trouvera la description de ces mutants dans la liste de BRIDGES et BREHME (1944).

Les souches de la deuxième catégorie ont été constituées à partir de plusieurs dizaines de femelles et de mâles fraîchement capturés dans une population naturelle. Pour le repiquage de ces souches on a utilisé dès le début à chaque génération de 50 à 200 couples. Elles ne sont pas strictement de phénotype sauvage. On trouve dans ces souches de temps en temps quelques Mouches de phénotype mutant, mais le phénotype sauvage n'a été supplanté par des mutants dans aucune de ces souches. Par la sélection naturelle, telle qu'elle peut s'exprimer dans les conditions d'élevage au laboratoire et en l'absence de toute sélection artificielle et volontaire, on pouvait espérer maintenir pendant assez longtemps l'hétérozygotie de ces souches. C'est là une condition importante pour ce type de travail. La plupart de ces souches proviennent de différentes régions de France : Aloxe-Corton, souche constituée en 1955 ; Arbois (jardin de Pasteur), 1959 ; Barthelasse (près d'Avignon), 1955 ; Châteauneuf-du-Pape (b), 1955 ; Dole, 1959 ; Domme, 1957 ; Forgeneuve (Limousin), 1958 ; Montpellier, 1955 ; Morey-Saint-Denis, 1955 ; Nice, 1954 ; et Perpignan, 1952. Deux souches viennent de Suisse : Carabietta (Tessin), 1950 et Birschopf 6 (Bâle), 1952, et quatre souches viennent du Japon : Hiroshima, Nagasaki, Otanu et Tokyo A, toutes les quatre de 1953.

Dix de ces souches sont homozygotes pour le gène « cn » :

« cn » 127 de Bâle	constituée en 1951
« cn » 218 de Bâle	» 1951
« cn » 1138 de Banyuls	» 1953
« cn » 1236 de Banyuls	» 1953
« cn » 4432 de Banyuls	» 1955
« cn » 1532 de Bellet (près de Nice)	» 1954
« cn » 4595 d'Elne (Roussillon)	» 1955
« cn » 885 du Japon	» 1953
« cn » 5052 de Pavia (Italie)	» 1956
« cn » 5060 de Pavia	» 1956.

La souche « se 532 » de Banyuls, constituée en 1952, est homozygote pour « sepià ». Chacune de ces onze souches mutantes représente la descendance d'une seule femelle.

L'étude de la fréquence des femelles qui portent des mutants à l'état homozygote ou hétérozygote, qui sera exposée dans la deuxième partie de ce travail, n'a pas été effectuée avec les souches mentionnées ci-dessus, mais avec des femelles directement capturées dans des populations naturelles et avec leur descendance de la deuxième génération obtenue au laboratoire. Ces populations seront énumérées dans les chapitres V et VI.

B. — Techniques et conditions expérimentales.

Les techniques de la génétique des populations utilisées dans ce travail sont simples. Cela ne signifie pas que les expériences soient faciles à réaliser. Presque tous les résultats de la première partie sont basés sur le comportement sexuel des femelles et des mâles. S'il faut déjà prendre un certain nombre de précautions pour obtenir en biométrie, en physiologie, en toxicologie, etc., des résultats reproductibles, cela devient une nécessité primordiale dans l'étude de la sélection sexuelle. Pour arriver à tirer des conclusions bien assurées de ces travaux, il faut évidemment que les résultats d'une série d'expériences identiques ne soient pas trop divergents entre eux. Nous verrons que cela n'est pas impossible, mais que, pour y arriver, il faut contrôler rigoureusement toutes les conditions expérimentales, comme la température, l'humidité, la lumière, l'heure de l'expérience, la nourriture, le nombre de Mouches dans une population, l'âge des Mouches, le rapport femelles-mâles, et même les courants d'air. Il est probable qu'un certain nombre d'auteurs n'ont obtenu des résultats très variables d'une expérience à l'autre, que parce qu'ils ne se souciaient pas suffisamment du contrôle strict de toutes les conditions expérimentales.

Presque tous les travaux antérieurs sur la sélection sexuelle ont été réalisés avec des populations de quelques dizaines de Mouches et parfois avec quelques individus seulement. Une si faible densité de population

correspond bien à celle qu'on trouve dans la nature pour des espèces peu abondantes, comme *D. subobscura*, *D. pseudoobscura*, *D. persimilis*, etc. *D. melanogaster*, par contre, espèce semi-domestique, forme parfois des populations très nombreuses, surtout en automne près d'une source de nourriture qui convient à l'espèce. Il n'est pas rare de voir des centaines et même des milliers d'individus autour d'une corbeille de fruits, d'un pressoir artisanal ou d'une poubelle ménagère. Dans des caves de vinification ou sur les tas de marc on trouve parfois des populations qu'on peut évaluer à plusieurs millions d'individus.

On ne s'éloigne pas trop des conditions naturelles en constituant des populations expérimentales de plusieurs centaines de Mouches dans une cage à population de 22 dm³. Ces populations nombreuses permettent d'établir des fréquences qui sont statistiquement bien assurées, en évitant les inconvénients des fluctuations importantes qu'on obtient en répétant les expériences un grand nombre de fois avec de petits lots de Mouches.

Nos populations expérimentales ont été constituées dans des cages à populations métalliques, conçues par TEISSIER, qui peuvent contenir un grand nombre de Mouches en respectant une densité raisonnable de la population et qui se prêtent parfaitement à des expériences avec des populations temporaires. Ces cages sont mentionnées pour la première fois par L'HÉRITIER et TEISSIER en 1933. Des descriptions détaillées ont été publiées récemment (TEISSIER, 1958 *b* ; PETIT, 1959).

Les Mouches étaient endormies à l'éther quelques heures après l'éclosion, avant d'avoir atteint la maturité sexuelle, triées en femelles et mâles et placées par petits lots séparément dans des tubes de culture. Quand toutes les Mouches, qui devaient former une population, étaient réveillées, depuis au moins une demi-heure, elles étaient rapidement déposées dans la cage à population. La population restait ensuite pendant 48 heures dans la cage, placée dans une salle à température constante réglée à $25^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}$ et illuminée par des tubes fluorescents. Après ce délai, les mâles étaient écartés et chaque femelle mise dans un tube de culture. Onze jours plus tard l'étude de la descendance de chaque femelle permettait de déceler par quel type de mâle la femelle a été fécondée, à condition d'avoir judicieusement choisi les génotypes des femelles et des mâles.

Tous les travaux antérieurs sur l'isolement sexuel entre différentes espèces, sous-espèces ou races géographiques d'une espèce du genre *Drosophila* étaient faits avec des couples ou des populations composées de deux types de femelles et d'un seul type de mâle. Quand les Mouches ne sont pas marquées génétiquement il est en effet impossible de savoir par quel type de mâle les femelles sont fécondées dans une population composée d'un type de femelles et de deux types de mâles.

L'abondance de gènes marqueurs dans l'espèce *D. melanogaster* permet de travailler avec des populations composées d'un type de femelles et de deux types de mâles et même avec des populations plus complexes pour l'étude de la sélection sexuelle intraspécifique. La plupart des auteurs

admettent que les femelles choisissent parmi les mâles, tandis que ces derniers s'accouplent sans discernement avec toutes les femelles. Pour déceler la présence d'un vrai choix de femelles ou éventuellement une simple différence de réceptivité il semblait indiqué de composer des populations avec deux types de mâles et un seul type de femelles, mais de travailler dans des expériences successives avec plusieurs types de femelles.

Cette technique ne permet malheureusement pas de distinguer entre les femelles qui ont été fécondées une seule fois et celles qui ont été fécondées deux fois ou même plusieurs fois par le même type de mâle.

Les femelles par contre qui ont été fécondées par deux types de mâles sont pratiquement toutes repérées. NONIDEZ (1920), LOBASHOV (1939) et BUZZATI-TRAVERSO (1942) trouvent qu'un mélange des différents spermatozoïdes a lieu dans les cas de doubles fécondations interraciales. NACHTSHEIM (1927), DUBININ (1928), KAUFMANN et DEMEREC (1942) et GORDON (1935) constatent que les femelles fécondées par deux types de mâles ne donnent, au moins pendant un certain temps, pas de descendance du premier mâle ; ce qu'ils interprètent par une stratification du sperme dans les spermathèques. BATEMAN (1948) pense que ces résultats discordants sont dus à la durée de l'intervalle entre les deux fécondations. Si l'intervalle est long, il y a stratification, s'il est court, mélange de sperme.

Dans nos expériences le temps de contact entre femelle et mâle a été choisi assez court pour être sûr de déceler toutes les femelles fécondées par deux types de mâles et pour réduire, autant que possible, les doubles fécondations. On comprend aisément que l'interprétation des résultats deviendrait difficile et incertaine, si la fréquence des doubles fécondations était importante et surtout si celles-ci ne pouvaient pas être décelées. Imaginons une population avec 90 0/0 de femelles fécondées par les deux types de mâles. Le petit nombre de femelles fécondées par un seul type de mâle ne peut pas fournir des renseignements sûrs sur la valeur sélective des mâles. Il ne serait pas exclu qu'un des deux types de mâles ait fécondé beaucoup plus de femelles que l'autre dans un premier temps de l'expérience et qu'il ait été rattrapé plus tard par les autres mâles. Ainsi une différence importante entre deux types de mâles pourrait être camouflée par une trop longue durée du contact des femelles et des mâles.

Ajoutons qu'il est possible qu'un des deux types de mâles féconde non seulement la grande majorité des femelles, mais qu'il féconde un grand nombre de ces femelles deux fois ou plusieurs fois. Dans ce cas la différence de la valeur sélective des deux types de mâles, telle qu'elle s'exprime par les deux fréquences de femelles fécondées, apparaîtrait évidemment trop petite.

Étant donné que dans nos conditions expérimentales les femelles fécondées par les deux types de mâles sont pratiquement toutes repérées par leur descendance, il est justifié de les répartir par moitié entre les lots de femelles fécondées uniquement par l'un ou par l'autre des deux types de mâles.

Il y a d'autres raisons pour adopter un temps de contact assez court. La vigueur des mâles et la réceptivité des femelles changent considérablement avec l'âge des Mouches (BÖSIGER, 1953 *a*; BÖSIGER E. et BÖSIGER B., 1954). Pour obtenir des résultats comparables et reproductibles, il est donc indispensable de composer les populations avec des Mouches du même âge, de respecter strictement le même temps de contact pour les populations qu'on aimerait comparer et de le choisir assez court pour qu'il n'y ait pas de changements importants du comportement des Mouches dû à leur vieillissement au cours de l'expérience.

D'autre part il n'est pas indiqué de laisser les Mouches pendant trop peu de temps en contact, notamment quand on travaille avec de très jeunes Mouches. Les différences individuelles ou raciales de l'âge de la maturité sexuelle ainsi que les perturbations inévitables du comportement des Mouches par la constitution de la population et par la mise en train de l'expérience pourraient fausser les résultats. On peut pallier le premier de ces inconvénients en gardant femelles et mâles isolés pendant quelques jours jusqu'au début de l'expérience. Mais on crée ainsi une situation qui s'éloigne trop des conditions physiologiques qu'on pourrait considérer comme normales et naturelles.

Tenant compte de toutes ces considérations il semble raisonnable de composer les populations de très jeunes Mouches et de les laisser en contact pendant 48 heures.

Même en prenant toutes ces précautions il reste suffisamment de facteurs incontrôlables qui rendent les résultats parfois précaires et nécessitent de nombreuses répétitions des expériences. Ce n'est qu'à ce prix que l'on peut arriver dans ce domaine à des conclusions valables.

En dehors de ces populations temporaires de courte durée, les cages à populations ont servi à l'étude de la concurrence larvaire dans quelques populations permanentes. La technique d'élevage des populations permanentes était celle décrite par TEISSIER (1958 *b*).

La mesure de la vigueur des mâles et l'étude du déterminisme génétique de ce caractère ont été effectuées dans de petites populations, composées de six ou dix femelles et d'un seul mâle. Ces populations étaient logées pendant 48 heures dans des tubes de culture, placés dans une salle à température constante à 25° C. Pour éliminer toute influence de différences de l'intensité lumineuse, les populations étaient enfermées pendant 48 heures dans des boîtes assurant l'obscurité totale. Après ce délai les mâles étaient éliminés et les femelles placées individuellement dans des tubes de culture. Onze jours plus tard on procédait au recensement des femelles fertiles.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DE LA SÉLECTION SEXUELLE ET DE SON RÔLE DANS LE MAINTIEN DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DES POPULATIONS DE *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Travaux antérieurs.

LAMARCK fut probablement le premier à envisager le rôle de l'isolement sexuel dans l'évolution des espèces. Mais il nie son efficacité dans la nature. Il écrit dans sa *Philosophie Zoologique* à ce sujet :

« L'idée d'embrasser, sous le nom d'*espèce*, une collection d'individus semblables, qui se perpétuent les mêmes par la génération et qui ont ainsi existé les mêmes aussi anciennement que la nature, emportait la nécessité que les individus d'une même espèce ne pussent point s'allier, dans leurs actes de génération, avec des individus d'une *espèce* différente.

Malheureusement l'observation a prouvé et prouve encore tous les jours que cette considération n'est nullement fondée ; car les hybrides, très communes parmi les végétaux, et les accouplements, qu'on remarque souvent entre des individus d'*espèces* fort différentes parmi les animaux, ont fait voir que les limites entre ces espèces prétendues constantes n'étaient pas aussi solides qu'on l'a imaginé.

A la vérité, souvent il ne résulte rien de ces singuliers accouplements, surtout lorsqu'ils sont très disparates, et alors les individus qui en proviennent sont en général inféconds ; mais aussi, lorsque les disparates sont moins grandes, on sait que les défauts dont il s'agit n'ont plus lieu. Or, ce moyen seul suffit pour créer de proche en proche des variétés qui deviennent ensuite des races, et qui, avec le temps, constituent ce que nous nommons des *espèces*. »

Il est bien connu que DARWIN a été le premier à parler de la sélection sexuelle, à laquelle il attribua une part importante dans la formation des caractères sexuels secondaires. Il considérait l'isolement sexuel comme un moyen efficace de l'évolution et de la séparation de nouvelles espèces. Les effets néfastes d'une série prolongée de croisements consanguins lui étaient connus et il était persuadé que, selon une grande loi de la nature, tous les organismes tirent profit de croisements périodiques avec des individus qui n'ont pas une parenté proche.

Les idées fondamentales de DARWIN ont provoqué de nombreuses publications sur les caractères sexuels secondaires et sur les parades

nuptiales surtout chez les Insectes. Mais il a fallu attendre l'essor de la génétique mendélienne au début du siècle pour voir apparaître les premiers essais d'attaquer expérimentalement le problème de la sélection sexuelle.

A. — Sélection sexuelle interspécifique.

C'est notamment l'isolement reproductif entre espèces, sous-espèces ou races géographiques d'une espèce qui a fait l'objet d'un grand nombre de travaux. La plupart des recherches concernent les *Drosophilides*. Trois méthodes principales ont été utilisées :

- 1) L'observation directe du comportement de couples ou de petites populations ;
- 2) Le recensement des fréquences de couples fertiles pour des compositions homogames et hétérogames ;
- 3) La détermination du ou des types de mâles qui fécondent les femelles dans des populations composées soit de deux types de femelles et un type de mâle, un type de femelles et deux types de mâles, deux types de femelles et deux types de mâles.

Ainsi STURTEVANT a montré dès 1921 que les femelles des deux espèces *D. melanogaster* et *D. simulans* s'accouplent plus fréquemment avec les mâles de leur propre espèce, qu'avec les mâles de l'autre espèce.

LANCEFIELD (1929) constate que les accouplements homogames sont beaucoup plus fréquents que les accouplements hétérogames, quand il met en présence les races A et B de *D. pseudoobscura*. Ces races, qui ne se distinguent pas taxonomiquement, manifestent un isolement reproductif qui permet de les considérer comme des espèces génétiquement distinctes, connues maintenant sous les noms de *D. pseudoobscura* et *D. persimilis* (DOBZHANSKY et EPLING, 1944).

DOBZHANSKY (1937 *b*) a suggéré le terme de mécanisme d'isolement pour les différentes modalités qui peuvent empêcher des groupes ou des individus de se croiser, c'est-à-dire : isolement géographique, écologique, saisonnier, sexuel et mécanique, ainsi que l'incompatibilité des gamètes, la non-viabilité des hybrides ou la stérilité des hybrides.

DOBZHANSKY (1937 *a*) pense qu'il y a une sélection en faveur d'une amplification de l'isolement sexuel entre deux espèces en formation, quand les différences entre les deux espèces sont suffisamment grandes pour que les hybrides se trouvent moins bien adaptés aux biotopes que les deux types parentaux.

MULLER (1939) considère l'isolement sexuel, la stérilité des hybrides ou l'incompatibilité totale entre espèces, comme une conséquence des changements du contexte génétique imputable, soit à la dérive génique, soit à l'adaptation à des milieux biologiques différents. Selon MULLER, l'isolement reproductif est un produit secondaire de la sélection naturelle et ne dépend pas de la sélection sexuelle.

DOBZHANSKY ET KOLLER (1938) trouvent un isolement sexuel très prononcé entre *D. pseudoobscura* et *D. miranda*. Les mâles fécondent toujours en premier lieu les femelles de leur propre espèce et seulement quand on les laisse longtemps en présence des deux types de femelles on constate quelques croisements hétérogames. Entre les deux races géographiques « *Olympic* » et « *Whitney* » de *D. miranda* il existe une légère tendance à l'homogamie, qu'on peut considérer comme un début d'isolement sexuel. Les auteurs pensent que ces expériences ne permettent pas de déceler si le choix est exercé par les femelles ou par les mâles. Quand les auteurs mettent en présence des femelles de *D. miranda* d'une localité, des femelles et des mâles de *D. pseudoobscura* de la même localité et ensuite de localités de plus en plus éloignées, ils constatent que l'isolement reproductif s'affaiblit proportionnellement avec la distance géographique.

KING (1947) confirme cette observation pour le groupe *guarani* de *Drosophila*. Il semble donc que l'isolement sexuel soit une conséquence de l'avantage sélectif qu'il confère et qu'il se soit développé dans des populations sympatriques; mais DOBZHANSKY et KOLLER n'ont pas retrouvé cette corrélation en étudiant des mâles de plusieurs races géographiques de *D. miranda*.

MAYR (1950) prouve que la discrimination entre *D. pseudoobscura* et *D. persimilis* est exercée par les femelles, en coupant les antennes aux femelles. Dans ces conditions 33 0/0 des femelles *pseudoobscura* et 26,8 0/0 des femelles *persimilis* sont fécondées par les mâles *pseudoobscura*. Tandis que 86 0/0 de femelles *pseudoobscura* et seulement 2,5 0/0 de femelles *persimilis* sont fécondées par les mâles *pseudoobscura*, quand les antennes des femelles ne sont pas coupées.

STREISINGER (1948), en utilisant une technique qui lui était suggérée par HERSKOWITZ, trouve que les mâles *pseudoobscura* fécondent 55 0/0 de femelles *pseudoobscura* et 45 0/0 de femelles *persimilis*, si les femelles étaient préalablement endormies à l'éther. Avec des femelles normales ces chiffres sont de 90 0/0 et 10 0/0.

PATTERSON et ses coll. ont publié une masse impressionnante de travaux sur l'isolement reproductif entre espèces et sous-espèces du genre *Drosophila* (PATTERSON, 1942, 1944, 1949, 1952, 1954; WHEELER, 1957). On trouvera une intéressante revue de cet ensemble de travaux dans le livre de PATTERSON et STONE (1952).

La plupart des auteurs, notamment PATTERSON et STONE (1952), DOBZHANSKY, MAYR en déduisent que l'isolement sexuel est un des facteurs les plus importants dans la formation des espèces. Mais la constatation d'un isolement sexuel plus ou moins complet entre deux espèces n'est pas nécessairement une preuve que l'isolement sexuel est un facteur de la spéciation. L'isolement reproductif pourrait très bien être — comme DARWIN et MULLER le pensent — une conséquence de la spéciation, se réalisant par les mécanismes « ordinaires » de la sélection naturelle. TEISSIER (1952) note le rôle essentiel que des phénomènes psychiques

peuvent jouer dans l'isolement sexuel même chez des animaux, où l'on ne s'y attendait pas, par exemple Limaces et Drosophiles. Mais si l'isolement sexuel intervient dans la spéciation, ce n'est que parce que la mutation, facteur fondamental de l'évolution, engendre comme effet secondaire une sélection sexuelle.

B. — Sélection sexuelle intraspécifique.

On pouvait espérer trouver des renseignements probants sur le rôle de l'isolement sexuel dans la formation des espèces en étudiant le comportement sexuel dans des populations mendéliennes, et spécialement dans des populations composées de Mouches qui ne se distinguent que par un seul couple d'allèles et dont le croisement est entièrement fertile. Il faut insister sur le fait que les conditions sont très différentes dans les populations mendéliennes et dans les populations comportant deux espèces différentes. Dans les dernières, plusieurs types de barrières empêchent plus ou moins efficacement l'attraction des Mouches et l'accouplement, la fécondation des œufs, le développement des embryons ou la fertilité des descendants. Dans les populations mendéliennes par contre, on ne trouve pas des barrières psychiques, morphologiques, physiologiques ou cytologiques qui empêchent un croisement fertile. Mais on peut espérer trouver des croisements préférentiels, par exemple homogames, qui pourraient favoriser un gène dans l'évolution de la population et mettre en évidence le rôle de l'isolement sexuel dans la spéciation.

Ce problème a été étudié dès le début de la génétique moderne dans le laboratoire de MORGAN par LUTZ (1911) qui a trouvé une forte sélection sexuelle en faveur des femelles et mâles de phénotype normal, quand ceux-ci sont mélangés avec des Mouches mutantes, portant des nervures supplémentaires sur les ailes.

En suivant les suggestions de MORGAN et de LUTZ, STURTEVANT (1915) a entrepris une belle série d'expériences en se servant des nouveaux mutants de MORGAN, qui constituaient un matériel de choix pour ce travail. Les observations de STURTEVANT lui permettent d'affirmer que la vue ne joue aucun rôle dans un éventuel choix des partenaires, que l'odorat n'est qu'un facteur secondaire, que les battements des ailes des mâles ne leur donnent aucun avantage sélectif par rapport à des mâles aux ailes coupées, mais qu'il est important pour le choix que les mâles puissent toucher les femelles. STURTEVANT trouve qu'il n'y a dans aucun cas une sélection sexuelle pour les combinaisons étudiées des génotypes « white », « vermillion », « curved » et « yellow ».

Dans la grande majorité des cas, les femelles semblent, ou bien admettre sans discernement le premier mâle qui se présente, ou bien résister à tous les mâles. Les mâles semblent s'accoupler avec la première femelle réceptive qu'ils rencontrent. Et si les mâles sauvages fécondent un plus grand nombre de femelles que les mâles « white », cela est une conséquence de la

différence de la vigueur et de l'activité des deux types de mâles. STURTEVANT conclut qu'il n'y a aucune évidence pour un choix des partenaires.

DUNCAN (1930) a étudié la fécondité de plusieurs mâles de *D. melanogaster* en comptant le nombre de descendants produit par un mâle sauvage quand il est présenté successivement à beaucoup de femelles « Bar ». Il trouve — à l'appui de l'hypothèse de STURTEVANT (1915) — qu'il y a des mâles vigoureux qui produisent de 10.000 à 14.000 descendants, tandis qu'un mâle faible n'atteint que 7.368 descendants.

SPETT (1931) pense que les expériences de STURTEVANT (1915) n'ont pas révélé d'isolement sexuel parce que les mutants utilisés n'étaient pas très différents entre eux et par rapport au type sauvage. Il observe des populations de jeunes Mouches, parce qu'il pense que les Mouches âgées, utilisées par ses prédécesseurs, n'ont pas un comportement sexuel normal. En plaçant des femelles mutantes et des femelles sauvages dans une première expérience en présence de mâles mutants et dans une deuxième expérience en présence de mâles sauvages, il trouve une forte homogamie pour les femelles et mâles « white-yellow » ; mais pas de sélection sexuelle pour « ivory », pour « purple-curved » et pour « dumpy-vortex-black-purple ».

DIEDERICH (1941) travaille également avec une souche « yellow-white », mais ne trouve pas d'homogamie. Ses expériences confirment les observations de STURTEVANT (1915).

BATEMAN (1948), travaillant avec plusieurs gènes marqueurs dominants, pense que la sélection sexuelle agit par le choix des femelles entre différents types de mâles et propose (BATEMAN, 1949) un indice pour le calcul de l'isolement sexuel.

MERRELL (1949 a) montre qu'il n'y a pas d'isolement sexuel entre les deux souches sauvages « Oregon R-C » et « Lausanne-spécial », mais que la durée de la parade nuptiale est déterminée par les femelles, la durée de la copulation par les mâles. En étudiant de petites populations composées de femelles mutantes, de mâles sauvages et de mâles mutants (différentes combinaisons des gènes « yellow », « cut », « raspberry » et « forked ») il trouve presque toujours un avantage sélectif des mâles sauvages sur les mâles mutants et il conclut que c'est en premier lieu le comportement des femelles qui est responsable des écarts à la panmixie.

Tel était l'état des connaissances au début de ce travail. Un certain nombre de publications concernant l'isolement sexuel chez *D. melanogaster* ont paru depuis.

REED, S. C. et REED, E. W. (1950) trouvent que les femelles « white » comme les femelles « sauvages » préfèrent les mâles « sauvages ». L'élimination du gène « white » dans une population permanente correspond aux prévisions, quand on tient compte de cette préférence des femelles pour les mâles « sauvages ». La bonne correspondance entre la courbe théorique et la courbe observée semble bien montrer que la sélection sexuelle est à l'origine de l'élimination du gène « white ».

MAYR (1950) étudie l'influence de l'ablation des antennes et du pro-

boscis des femelles sur leur pouvoir de discrimination entre des mâles « yellow » et des mâles « sauvages ». Dans ces croisements intraspécifiques, la discrimination persiste partiellement après l'opération.

BÖSIGER (1951) étudie l'influence de la proportion de mâles « vermillion » et « sauvages » dans les populations sur l'écart à la panmixie et interprète les résultats par une différence de l'activité sexuelle des deux types de mâles.

PETIT (1951) établit une relation entre les variations du coefficient de sélection sexuelle au cours du temps et la fréquence des mâles « f » dans la population permanente. Les femelles, quel que soit leur génotype, s'accouplent plus volontiers aux mâles sauvages qu'aux mâles mutants.

RENDEL (1951) constate que des mâles « ebony » fécondent beaucoup plus de femelles à l'obscurité qu'à la lumière, tandis qu'il n'y a pas de différence pour les mâles « vestigial ».

FREIRE-MAIA et PORTO (1951) introduisent à côté d'un indice de la préférence sexuelle un nouvel indice de l'activité sexuelle.

L'évolution génétique d'une souche à haute mutabilité entraîne une variation du coefficient d'isolement sexuel (PETIT, 1952, 1953).

L'étude de nombreuses populations composées soit de femelles « v » et de mâles « v » et mâles « cn », soit de femelles « cn » et de mâles « v » et mâles « cn » permet de penser que ni les femelles, ni les mâles ne montrent une préférence sexuelle pour leurs partenaires, mais que la réceptivité des femelles ainsi que la vigueur des mâles varie d'une souche à l'autre (BÖSIGER, 1953 *b* et 1953 *c*; BÖSIGER, E. et BÖSIGER, B., 1954).

MERRELL (1953) postule que les croisements non panmictiques sont un mécanisme important de sélection dans les populations expérimentales parce qu'il trouve une concordance entre l'avantage sélectif des mâles « sauvages » sur les mâles « yellow », « cut », « raspberry » et « forked » dans la compétition sexuelle et le mode d'élimination de ces gènes mutants par les allèles sauvages dans des populations permanentes.

En utilisant le mutant « white » et son alléomorphe sauvage, PETIT (1954) met en évidence des effets de la composition génétique de la population, de sa mutabilité et de l'âge des Mouches qui la composent, sur l'isolement sexuel.

BÖSIGER (1954) décrit une technique simple de mesure de la vigueur des mâles et l'applique aux mâles « cn » et aux mâles « v ».

Par transfert du gène « white » dans une souche sauvage et mesure de l'isolement sexuel de cette souche régénérée, PETIT (1955) pensa avoir démontré que celui-ci est le résultat de l'interaction du gène mutant et de l'ensemble du génome.

Une observation comparative du comportement des mâles « yellow » et des mâles « sauvages » révèle que les premiers exécutent au cours de la parade nuptiale moins souvent et pendant moins longtemps des vibrations des ailes (BASTOCK et MANNING, 1955; BASTOCK, 1956).

Un essai de sélectionner dans une population composée de souches « vestigial » et « ebony » les descendants des croisements homogames

aboutit au cours de 35 générations à une diminution considérable des hétérozygotes, donc à une formation d'un début d'isolement sexuel entre les deux souches (KNIGHT, ROBERTSON et WADDINGTON, 1956).

MORPURGO et NICOLETTI (1956) ont essayé d'évaluer l'importance de la sélection sexuelle pour l'évolution de populations expérimentales comportant le gène « white » et l'allélomorphe sauvage. Ils concluent que la sélection sexuelle ne joue pas un grand rôle ; que c'est la concurrence larvaire qui est défavorable au mutant. Les deux auteurs attribuent les écarts à la panmixie à une plus forte agressivité des mâles sauvages et non pas à un choix exercé par les femelles.

NICOLETTI et SOLIMA (1956) considèrent que le coefficient de sélection sexuelle est une conséquence de la combinaison de l'activité sexuelle des mâles et des femelles plutôt que celle d'un choix effectué par les femelles.

TEBB et THODAY (1956) par contre admettent que la sélection sexuelle est un facteur important pour les changements de fréquence géniques dans des populations mendéliennes et que la discrimination entre génotypes doit être attribuée aux femelles. Ces deux auteurs trouvent que les préférences des femelles peuvent être renversées par hybridation de deux souches.

ELENS (1957) attribue les écarts importants à la panmixie en faveur des mâles sauvages à la différence d'activité qui existe entre les mâles « ebony » et « sauvages » et pense à un effet du contexte cytoplasmique sur l'activité des mâles.

MILLER (1958) constate chez *D. athabasca* un isolement sexuel intraspécifique très prononcé entre des races géographiques, provenant de l'ouest et de l'est des États-Unis, et trouve des différences significatives pour la durée de copulation entre les différentes souches.

MONTALENTI (1959) discute le problème de la sélection sexuelle, qui est vital dans la biologie contemporaine et suscite des recherches expérimentales de grande importance pour la compréhension des mécanismes de l'évolution. L'auteur doute de la primauté de la sélection sexuelle sur la sélection naturelle dans l'évolution des populations et pense qu'il n'est pas opportun de maintenir une distinction rigoureuse entre les deux formes de sélection.

PETIT (1959) expose de nombreuses expériences consacrées à l'étude du déterminisme génétique et psycho-physiologique de la compétition sexuelle chez *D. melanogaster*. Elle affirme que la compétition sexuelle ne se manifeste qu'entre les mâles ; mais qu'il semble difficile d'admettre que la sélection sexuelle soit une simple question de vigueur des différents types de mâles. L'auteur confirme que l'activité sexuelle est déterminée par un système polygénique sans doute assez complexe (voir BÖSIGER, 1958 a, 1958 b, 1958 c) et conclut que la sélection sexuelle est un facteur évolutif qui peut être primaire et expliquer une spéciation sympatrique.

On peut conclure que l'isolement sexuel interspécifique est un fait bien établi, corroboré par de nombreux travaux, tandis que la sélection sexuelle intraspécifique donne encore lieu à des hypothèses contradictoires.

CHAPITRE PREMIER

LES ÉCARTS A LA PANMIXIE
DANS LES POPULATIONS EXPÉRIMENTALES

A. — Populations temporaires.

a) *Populations constituées des souches « cn » et « v ».*

Une première série de treize populations temporaires, constituées avec les souches « cinnabar 127 » et « vermillion A », a été étudiée en utilisant les techniques décrites ci-dessus. Toutes ces populations étaient composées de 50 0/0 de femelles et de 50 0/0 de mâles. Chaque population comportait les deux types de mâles en nombre égal et alternativement des femelles « v » ou des femelles « cn ». Les résultats sont contenus dans le tableau n° 1.

Les fluctuations du pourcentage de femelles fécondées par les mâles « cn » ne sont pas négligeables. Cela n'a rien d'étonnant. Il ne faut pas oublier qu'on mesure les effets d'un comportement de Mouches, qui est soumis à de multiples influences du milieu. Dans la première série de populations l'expérience n° 8 s'écarte considérablement de la moyenne. Le χ^2 pour les six populations est 13,99 et $P < 0,01$. En éliminant l'expérience n° 8 on obtient avec un χ^2 de 6,2094 et $P > 0,10$ une homogénéité bien assurée de ce groupe de résultats. Dans la deuxième série de populations les fréquences des femelles fécondées par les mâles « cn » sont parfaitement homogènes avec un χ^2 de 6,1005 et $P < 0,30$.

Ainsi les deux moyennes sont valables et comparables. Le σ de la différence est 1,770. D'après la distribution de STUDENT : $t = 4$; et $4D = 7,08$. La différence entre les deux moyennes est beaucoup plus petite. Celles-ci ne sont donc pas significativement différentes.

L'homogénéité des résultats des expériences nos 1 à 13 prouve qu'il est possible de déterminer correctement l'avantage sélectif d'un type de mâles sur un autre type de mâles et que celui-ci reste stable pendant une longue période, si on prend soin de procéder à des repiquages massifs. Les 13 expériences du tableau n° 1 s'échelonnent en effet sur 380 jours, qui représentent environ 20 générations. On peut donc considérer la valeur sélective des mâles comme un bon caractère héréditaire, bien qu'il ne s'exprime que par le comportement des Mouches. Cette constatation est importante pour toutes les expériences de la première partie de ce travail et leur donne un point de départ solide.

Les résultats du tableau n° 1 prouvent que ces populations mendéliennes ne sont nullement panmictiques. Les mâles « cn » fécondent toujours beaucoup plus de femelles que les mâles « v ». L'écart entre le nombre de femelles fécondées par les deux types de mâles est constant dans toutes

TABLEAU N° 1

Fréquences des ♀ « v » et des ♀ « cn » fécondées par les ♂ « v » et les ♂ « cn » au cours de 48 heures en cage à population.

N° de l'exp.	femelles					0/0 fécondées par « cn »
	Nombre total	0/0 fertiles	fécondées par des ♂			
			« cn »	« v »	« cn » et « v »	
2	« v » 74	94,59	66	2	2	95,71
4	163	91,41	140	3	6	95,97
6	168	90,47	139	11	2	92,10
8	176	93,75	144	21	0	87,27
10	253	89,72	214	7	6	95,59
12	230	79,56	167	15	1	91,53
<i>m</i>	1.064	88,91	870	59	17	92,86 ± 1,40 $\chi^2 = 13,99$ P < 0,01
1	« cn » 186	95,16	153	13	11	89,54
3	173	56,07	94	2	1	97,42
5	277	44,40	113	10	0	91,86
7	139	52,52	66	5	2	91,78
9	100	91,00	77	6	8	89,01
11	246	79,26	172	15	8	90,25
13	223	70,40	139	13	5	90,12
<i>m</i>	1.344	67,93	814	64	35	91,07 ± 1,08 $\chi^2 = 6,10$ P < 0,30

les populations, indépendamment du type de femelles qui se trouve en leur présence.

Selon l'hypothèse généralement admise du choix des femelles pour leurs partenaires les femelles « v » et les femelles « cn » auraient exactement la même préférence pour les mâles « cn ». Cela est peu probable. Il semble plus plausible d'attribuer l'écart de la panmixie à un avantage sélectif des mâles « cn » qui atteint dans toutes les populations le même taux.

On peut supposer, que les mâles « cn » doivent leur avantage à une plus grande vigueur. D'autres types d'expériences sont nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

La fréquence des femelles fertiles par contre varie fortement d'une population à l'autre, surtout pour les femelles « cn ». Elles atteignent dans une des populations le même maximum de 95 0/0 de femelles fertiles que les femelles « v ». Mais la fertilité minimale descend beaucoup plus bas

chez les femelles « cn ». Les moyennes ne sont pas assurées, surtout chez les femelles « cn » :

$$\chi^2 = 28,589 \text{ P} < 0,001 \text{ pour les femelles « v »,}$$

$$\chi^2 = 199,691 \text{ P} < 0,001 \text{ pour les femelles « cn ».}$$

Puisque la composition de la population masculine était la même dans toutes les populations, la différence de la moyenne des fréquences de femelles fertiles doit être une conséquence du génotype des femelles. Mais il ne s'agit pas de la fertilité proprement dite, dans le sens habituel du mot. En effet, quand on place un grand nombre de fois une femelle pendant 10 jours dans un tube avec deux mâles de la souche « cn », on trouve pour les femelles « cn » aussi bien que pour les femelles « v » au-dessus de 99 0/0 de femelles fécondées. Si le taux de femelles « cn » fertiles descend dans une des expériences jusqu'à 44,4 0/0, cela ne peut donc pas être une conséquence de gènes de stérilité. Il faut plutôt penser au comportement des femelles, à leur réceptivité ou encore à la maturité sexuelle. Le facteur en jeu doit être sensible à des conditions expérimentales qui échappent au contrôle et provoquent le large éventail de la fréquence des femelles fertiles, qui va de 44 0/0 à 95 0/0.

On constate par ailleurs, que le taux de femelles fertiles dans une population n'a pas d'influence sur l'avantage sélectif des mâles « cn », qui reste constant d'une population à l'autre. Cet avantage reste le même au cours de 20 générations, en présence de deux types de femelles, et dans des populations avec une fertilité des femelles qui s'étale de 44 0/0 à 95 0/0.

Dans les populations nos 1 à 13 on trouve le même excédent de femelles fécondées par les mâles « cn », que l'on peut interpréter par une plus grande vigueur de ces mâles. Il a semblé indispensable de voir si d'autres souches manifestent de telles différences et d'effectuer des expériences pouvant permettre de vérifier cette hypothèse.

b) *Populations constituées des souches « v » et sauvages « Oregon R-C ».*

Dans ce but j'ai composé une série de 18 populations avec les souches « Oregon R-C » et « vermilion B ». Morphologiquement les souches « vermilion » A et B sont identiques. Mais elles n'ont pas la même origine et diffèrent certainement par leurs systèmes polygéniques.

Les expériences nos 14 à 31 consignées dans le tableau n° 2 ont servi à étudier l'influence de la fréquence des mâles dans la population, sur l'écart à la panmixie. Deux paramètres varient d'une population à l'autre. D'une part, le rapport entre femelles et mâles dans la population et d'autre part le rapport entre les deux types de mâles. Rappelons que ces proportions étaient invariables dans toutes les populations du tableau n° 1.

TABLEAU N° 2

Fréquences des ♀ « vB » fécondées par les ♂ « vB » et sauvages « Oregon R-C » au cours de 48 heures en cage à population.

N° de la pop.	Femelles							Mâles		
	Nombre total	0/0 fécondées	fécondées par			excédent ⁽¹⁾ ♀ fécond. par « v »		Nombre total	0/0 dans pop.	Rapport ♂ « v » : ♂ « + »
			« v »	« + »	« v » et « + »	en 0/0	— m			
14	115	94,78	77	23	9	24,77	24,77	2.450	95	1 : 1
15	205	94,14	109	57	27	17,10	17,44	1.182	84,9	46 : 54
16	188	95,74	88	23	69	17,78		1.000	83,3	1 : 1
17	151	100	63	66	22	12,48	10,71	1.013	70,1	37 : 63
18	315	90,47	48	225	12	8,95		817	70	1 : 9
19	325	92,61	146	94	61	8,64	8,77	346	50	1 : 1
20	442	93,21	50	307	55	8,82		530	50	1 : 9
21	519	87,47	405	22	27	8,85		600	49,2	5 : 1
22	261	81,99	12	197	5	— 3,22	0,673	191	40	1 : 9
23	283	87,63	223	20	5	0,93		200	40	9 : 1
24	486	96,50	208	214	47	— 0,60		218	29,9	1 : 1
25	333	86,48	138	114	36	4,17		150	30	1 : 1
26	461	79,17	175	177	13	— 0,28		100	16,8	1 : 1
27	470	22,12	62	42	0	9,60	8,58	26	5	1 : 1
28	394	21,83	49	36	1	7,56		22	5	1 : 1
29	537	66,85	145	175	39	— 4,18	— 1,24	34	5	1 : 1
30	430	66,97	137	127	24	1,73		26	5	1 : 1
31	87	94,25	63	14	5	— 0,12	— 0,12	1.661	95	4 : 1

⁽¹⁾ Excédent de la fréquence observée de ♀ fécondées par les ♂ « vB » sur la fréquence théorique (panmictique).

En dehors des populations nos 29, 30 et 31 les conditions expérimentales étaient les mêmes que pour les populations nos 1 à 13. Les populations étaient composées de femelles « vB », de mâles « vB » et de mâles sauvages « Oregon R-C » dans des proportions variables. L'étude de la descendance de chacune des femelles a permis de déceler par quel type de mâle elle a été fécondée.

Pour savoir, si les croisements ont eu lieu au hasard, il suffit de calculer l'excédent de la fréquence des femelles fécondées par exemple par les mâles « vB » de la population masculine. Cet excédent figure dans la septième colonne du tableau n° 2. La comparaison avec le tableau n° 1 est facile, quand on déduit dans la septième colonne de celui-ci chaque fois la fréquence théorique, qui est invariablement de 50 0/0.

La proportion des mâles par rapport aux femelles dans la population varie de 95 0/0 à 5 0/0. La proportion des deux types de mâles est égale dans la moitié des populations et varie dans les autres.

Quand on compare les écarts à la panmixie en faveur des mâles « vB » avec la fréquence des mâles dans la population, on trouve une relation entre les deux paramètres.

La figure 1 est un essai de présenter ce résultat graphiquement. L'écart à la panmixie, calculé pour les mâles « vB », est porté en ordonnée. La proportion des mâles dans la population, par rapport aux femelles, est

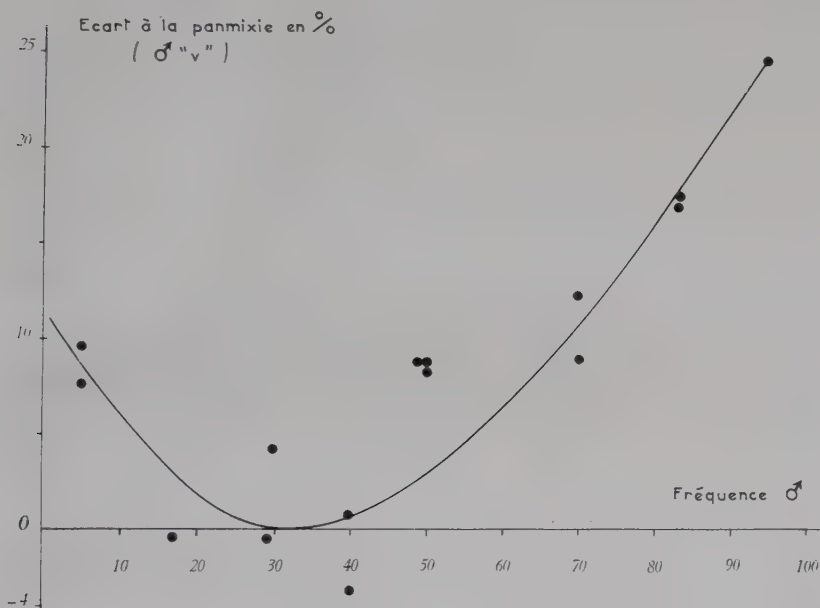


Fig. n° 1. — Rapport entre l'écart à la panmixie en faveur des mâles « v » en 0/0 et le pourcentage global des mâles dans la population.

portée en abscisse. Chaque point correspond à une des expériences du tableau n° 2. Les expériences nos 29, 30 et 31, faites dans des conditions particulières, ne sont pas incluses dans le graphique.

Dans cette étude du comportement des Mouches on ne peut pas s'attendre à une corrélation stricte entre la proportion des deux sexes dans la population et l'écart à la panmixie. Il y a sans doute tant de facteurs qui ont une influence sur le comportement des Mouches, que leur contrôle ne peut pas être assuré aussi rigoureusement qu'il le faudrait pour une reproductibilité précise des résultats. Cette réserve faite, il est permis d'affirmer qu'il y a un rapport assez net entre l'écart à la panmixie et la proportion de mâles dans la population.

A l'exception d'une zone mal définie, qui concerne les populations ayant 20 0/0 à 40 0/0 de mâles, on trouve toujours un écart à la panmixie

en faveur des mâles « vB ». Cet écart est d'environ 9 0/0 quand il n'y a que 5 0/0 de mâles dans la population. Il monte de 8 0/0 à 25 0/0 dans les populations qui comportent de 50 0/0 à 95 0/0 de mâles.

Puisque l'avantage des mâles « v » varie selon la fréquence des mâles dans la population, on est en présence d'un cas d'évolution à valeurs sélectives variables, et non pas du type commun d'une évolution à valeurs sélectives constantes (TEISSIER, 1955).

A première vue ces résultats ne sont pas en contradiction avec l'hypothèse d'un choix exercé par les femelles entre les deux types de mâles. Quand il y a une forte abondance de mâles dans la population, le choix des femelles est efficace et l'avantage sélectif des mâles préférés est grand. Quand il y a peu de mâles dans la population, les femelles cessent de choisir. Mais on comprend mal, pourquoi les femelles choisiraient de nouveau, quand il y a si peu de mâles dans la population, que la plupart des femelles ne sont pas fécondées.

Les résultats s'accordent mieux avec l'hypothèse d'une différence de l'activité sexuelle des deux types de mâles.

Si l'on suppose que les mâles « vB » sont plus vigoureux que les mâles sauvages, on comprend que leur avantage sélectif soit particulièrement élevé dans les populations où les femelles sont rares, et dans lesquelles une petite fraction des mâles suffit pour féconder toutes les femelles de la population. Dans ces conditions, même une légère différence dans la vigueur des deux types de mâles, doit produire des écarts considérables à la panmixie. Il est intéressant de constater que dans les populations n^{os} 14 et 31 peu de femelles sont fécondées par les deux types de mâles, malgré le très grand nombre de mâles. Dans les populations n^{os} 15 à 21 par contre les doubles fécondations sont nombreuses. Il est assez plausible que beaucoup de femelles des populations n^{os} 14 et 31 ont été fécondées au moins deux fois, mais par les mâles « vB », ce que l'on ne peut malheureusement pas déceler.

Quand la proportion de mâles dans la population baisse, l'avantage des mâles « vB » doit logiquement diminuer, puisque la concurrence devient plus faible.

On trouve ensuite une zone où la proportion des deux sexes permet encore la fécondation de la plupart des femelles, mais où la plus grande vigueur ou la plus grande rapidité des mâles « vB » ne leur confère plus aucun avantage.

Le fait est que les populations n^{os} 22 à 26 sont à peu près panmictiques. Le $\chi^2 = 8,9510$, calculé sur les nombres de femelles fécondées par les deux types de mâles indique avec $P > 0,05$ que ces cinq populations sont assez homogènes.

Il n'est pas absurde de penser que les choses se passent de la manière suivante dans les populations qui comportent entre 60 0/0 et 80 0/0 de femelles. A peu près tous les mâles « vB » s'accouplent avec une femelle dès que celles-ci atteignent la maturité sexuelle, mais à cause du petit nombre de mâles il reste encore beaucoup de femelles qui ne sont pas

fécondées. Or, dans la plupart des cas les mâles ne procèdent pas à un deuxième accouplement avant plusieurs heures de repos. Pendant cet intervalle les mâles sauvages se trouvent pratiquement sans concurrents devant le lot des femelles qui ne sont pas encore fécondées. Dans ces conditions particulières la lenteur des mâles sauvages ou leur manque de vigueur ne les empêche pas de féconder petit à petit à peu près le même nombre de femelles que les mâles « vB ».

Puisque dans ces populations n^{os} 22 à 26 les femelles sont fécondées par petits lots, au fur et à mesure des mâles « disponibles » et en l'absence de toute concurrence, il n'est pas étonnant que les résultats soient moins nets et que les points s'alignent moins bien sur la courbe que pour les populations avec concurrence. Si on laissait les femelles et mâles seulement pendant environ 12 heures en contact au lieu de 48 heures, on trouverait probablement, même dans ces populations avec 20 0/0 à 40 0/0 de mâles un avantage des mâles « vB ».

Dans les populations n^{os} 27 et 28 les mâles ne constituent plus qu'un vingtième de la population et fécondent seulement un cinquième des femelles. Il n'y a donc aucune concurrence entre les mâles. Dans ces deux populations les mâles trouvent du début jusqu'à la fin toujours un grand nombre de femelles non fécondées. Il est intéressant de noter, que sur les 864 femelles de ces deux populations une seule a été fécondée par les deux types de mâles, ce qui montre que les mâles s'accouplent plus facilement avec une vierge qu'avec une femelle déjà fécondée. Les conditions des expériences n^{os} 27 et 28 ne correspondent pas à celles des populations n^{os} 22 à 26. Les mâles « vB » y manifestent un avantage sélectif, qui s'explique facilement. La disposition expérimentale permet de mesurer un des aspects de la vigueur des mâles. On constate en effet qu'un mâle « vB » féconde en moyenne 4,63 femelles tandis qu'un mâle sauvage ne féconde que 3,27 femelles en moyenne.

L'avantage sélectif des mâles « vB » sur les mâles sauvages semble être dû, selon les conditions, à deux facteurs différents.

Dans les populations avec un excédent de mâles il y a concurrence pour les femelles. Les mâles qui exécutent la parade nuptiale avec plus de vigueur et plus rapidement, doivent y trouver un avantage sélectif.

Dans les populations avec un grand excédent de femelles ce n'est plus la vigueur de la parade nuptiale, mais la capacité de féconder un plus grand nombre de femelles dans un temps limité, qui donne un avantage aux mâles « vB ». Il s'agit de deux aspects différents de la vigueur des mâles.

c) *Proportions des deux types de mâles.*

Dans les populations du tableau n^o 2 la proportion des mâles « vB » et des mâles sauvages n'était pas toujours la même. Cela ne semble pas avoir une influence sur la valeur sélective des mâles. Dans les populations 19 à 21 par exemple la proportion des deux types de mâles est respectivement de

1/1, 1/9 et 5/1. Dans les trois populations l'avantage sélectif des mâles « vB » est néanmoins exactement le même.

La comparaison des populations 17 et 18 ainsi que des populations 22 et 23 semble indiquer un léger avantage du type de mâles qui est plus nombreux dans la population ; contrairement à ce que PETIT (1951 et 1959) a trouvé pour les mâles « Bar » et des mâles « white ». Mais les expériences présentées ici ne sont pas assez nombreuses pour conclure sur ce point.

d) *Expériences avec des femelles anesthésiées.*

Les populations n^{os} 14 et 31 sont similaires par leur composition. Mais pour la population n^o 31 les femelles ont été fortement endormies et mises ainsi dans la cage à population. Les mâles étaient secoués dans la cage, bien réveillés, comme dans toutes les autres populations. Cette population n^o 31 ne donne pas d'écart à la panmixie, malgré le fort excédent de mâles.

Ceci rappelle les résultats de STREISINGER (1948), qui obtient des croisements presque panmictiques entre *D. pseudoobscura* et *D. melanogaster*, si les femelles sont préalablement anesthésiées et empêchées de choisir parmi les mâles. Il n'y a pas lieu de mettre en doute l'interprétation que STREISINGER donne de ses résultats, obtenus avec des croisements interspécifiques. Mais dans le cas des croisements intraspécifiques de la population n^o 31 l'interprétation de la panmixie due à l'incapacité des femelles de choisir parmi les deux types de mâles n'est pas la seule possible.

Il est bien connu qu'au début d'une parade nuptiale les mâles sont presque toujours obstinément repoussés par les femelles. Nous verrons, dans le chapitre III, qu'une parade vigoureuse et persistante augmente les chances d'un mâle d'arriver à un accouplement. Mais devant des femelles endormies et sans défense une plus grande vigueur ne confère plus d'avantage aux mâles et les femelles sont fécondées selon la proportion des deux types de mâles. Ainsi pourrait s'expliquer la panmixie de la population n^o 31.

e) *Temps de contact prolongé.*

Les deux populations n^{os} 29 et 30 avaient la même composition que les populations n^{os} 27 et 28, mais les Mouches restaient en contact pendant 5 jours au lieu de 2 jours. La moyenne des deux expériences se rapproche de la panmixie. Le très petit nombre de mâles dans ces deux populations augmente la probabilité de variations fortuites et est sans doute la cause de l'écart notable entre les deux populations. Pendant 5 jours les mâles « vB » fécondent en moyenne 10,8 femelles dans une population et 12,4 femelles dans l'autre. Les mâles sauvages fécondent en moyenne 12,2 et 11,6 femelles dans les deux populations. Bien qu'environ un quart des

femelles ne soit pas fécondé, il y a un nombre non négligeable de femelles qui donnent une descendance des deux types de mâles. Les conditions semblent donc être comparables à celles des populations nos 22 à 26 et produire des résultats à peu près panmictiques. Mais il faut également envisager l'effet de l'évolution de la vigueur des mâles avec l'âge, qui pourrait ne pas être la même pour toutes les souches. Cette question sera étudiée dans le sous-chapitre C.

f) Évolution des souches dans le temps.

Après la série des expériences nos 14 à 31 la souche « vB » a été conservée pendant trois ans en tubes de culture, avec un effectif qui ne dépassait guère 50 Mouches et est plusieurs fois descendu à des effectifs très réduits. Il a semblé intéressant de constituer après ce délai de trois ans quelques populations temporaires analogues à celles décrites ci-dessus.

Les trois populations nos 32 à 34 (tableau n° 3) étaient composées de 50 0/0 de femelles « v », 25 0/0 de mâles « v » et 25 0/0 de mâles sauvages « Oregon R-C ». La souche sauvage n'est pas celle qui servait aux expériences nos 14 à 31.

La différence de la valeur sélective des mâles « v » à trois ans d'intervalle est frappante. Ce changement considérable indique assez nettement, que la valeur sélective des mâles « v » ne peut guère être un simple effet pléiotrope de ce gène. Nous verrons plus tard que le mode de repiquage appliqué à la souche « v » pendant trois ans est sans doute responsable de la perte de vitalité des mâles « v ».

TABLEAU N° 3

Fréquences des ♀ « vA » fécondées par les ♂ « vA »
et les ♂ sauvages « Oregon R-C » au cours de 48 heures en cage à population.

N° de la pop.	Femelles						Mâles			
	Nombre total	fécondées en 0/0	fécondées par ♂			Excédent des ♀ fécondées par les ♂ sauvages	Nom- bre total	0/0 des ♂ dans la pop.	Rapport ♂ « v » : ♂ « + »	
			« v »	« + »	« v » et « + »					
						en 0/0	$\bar{m}$			
32	96	94,8	17	73	1	30,77	} 28,60	96	50	1 : 1
33	45	80,0	10	26	0	22,22		45	50	1 : 1
34	60	80,0	8	36	4	29,17		60	50	1 : 1
							$\chi^2 = 1,123$ $P < 0,30$			

J'ai tenté une expérience similaire avec les souches « vA » et « cn 127 » qui avaient servi à la constitution des populations nos 1 à 13. Les deux souches étaient maintenues pendant 25 mois en bouteilles de culture en repiquage « massif », c'est-à-dire en transvasant à chaque génération plus de 200 Mouches. Après cet intervalle quatre populations analogues aux nos 1 à 13 ont été constituées. Les résultats sont consignés dans le tableau n° 4. Les moyennes des expériences antérieures sont reprises du tableau n° 1.

On constate que la reproductibilité des résultats après le long délai, qui correspond à environ 50 générations, est remarquable. En conservant par repiquage massif le patrimoine héréditaire de la souche et en évitant ainsi une forte dérive génique, on retrouve après plus de deux ans la même valeur sélective des mâles.

TABLEAU N° 4

Fréquences des ♀ « vA » et des ♀ « cn » fécondées par des ♂ « vA » et des ♂ « cn » au cours de 48 heures en cage à population.

N° de la pop.	Femelles					
	Nombre total	0/0 fertiles	Nombre fécondées par ♂			0/0 fécondées par ♂ « cn »
			« cn »	« v »	« cn » et « v »	
	« v »					
35	293	98,63	255	28	6	89,27
36	292	95,20	249	18	11	91,54
$\bar{m}$ (*)	1.064	88,91	870	59	17	92,86
	« cn »					
37	275	91,27	226	5	20	94,02
38	287	88,50	189	28	37	81,69
$\bar{m}$ (*)	1.344	67,93	814	64	35	91,07

(*) Moyennes du tableau n° 1.

B. — Populations permanentes.

En partant des expériences et des considérations théoriques de JENNINGS (1916), HALDANE (1924 à 1934), PEARL (1927) et WRIGHT (1931), L'HÉRITIER et TEISSIER (1933) ont développé une technique, qui permet de maintenir en équilibre pendant des mois et même pendant des années des populations de *Drosophiles* de 3.000 à 4.000 individus. L'emploi d'une

cage à population a permis d'étudier les modalités de la concurrence par exemple entre *D. melanogaster* et *D. funebris* (L'HÉRITIER et TEISSIER, 1935) et les causes de l'élimination de certaines races mutantes de *D. melanogaster* en concurrence avec le type sauvage ou encore l'établissement d'un équilibre entre deux génotypes en concurrence. L'HÉRITIER et TEISSIER (1934) ont ainsi montré que la constitution génétique et la vigueur sont des facteurs primordiaux dans la concurrence larvaire pour la nourriture. Mais un événement fortuit, la rapidité avec laquelle les femelles atteignent le milieu qui se prête à la ponte et au développement des larves, intervient également dans la concurrence.

Pour les mutants « Bar », « ebony » et « sepia » et même pour des gènes létaux comme « Curly » et « Hairless » on ne trouve pas une élimination complète du mutant par le type sauvage. Il se forme un niveau d'équilibre qui peut se maintenir pendant des mois et même des années à peu près identique, ou dans d'autres cas être soumis à des fluctuations imprévisibles (L'HÉRITIER et TEISSIER, 1937; TEISSIER, 1942 *a* et *b*; 1943, 1947 *a* et *b*).

Sous certaines conditions, le type mutant peut l'emporter sur le type sauvage (L'HÉRITIER, NEEFS, TEISSIER, 1937).

A la suite de ces travaux il a semblé intéressant de constituer une population permanente en cage à population avec les souches « vB » et sauvage « Oregon R-C » pour étudier l'influence de la valeur sélective des mâles sur l'évolution des fréquences géniques.

Parallèlement à l'expérience n° 14 du tableau n° 2 et avec les mêmes souches, j'ai constitué une population permanente, en cage à population, comportant au départ le même nombre de femelles et de mâles des deux souches. Cette population n° 39 a été étudiée pendant toute la durée des expériences n°s 14 à 31 du tableau n° 2. Elle a malheureusement dû être abandonnée après six mois. Trois recensements de la population entière ont montré que la fréquence des femelles « v/v » et des mâles « v/→ » avait atteint dès la sixième génération 25,6 0/0 et qu'elle se maintenait à ce niveau avec 23,2 0/0 à la onzième génération et 25,4 0/0 à la quinzième génération. Comme TEISSIER (1947 *a* et *b*) l'a constaté pour la concurrence entre « sepia », son allèle sauvage et les hétérozygotes, les phénomènes qui déterminent le niveau d'équilibre entre deux génotypes ainsi que les fluctuations de niveau, sont certainement complexes et ne peuvent guère être exprimés par une valeur sélective constante pour un génotype donné. D'autres systèmes d'allèles que celui sur lequel porte l'observation, pourraient être responsables des variations des valeurs sélectives. La fréquence relativement élevée du gène « v » dans la population, décrite ci-dessus, correspond assez bien à celle de « sepia » (TEISSIER, 1947 *a*). L'avantage sélectif des mâles « v » sur les mâles sauvages dans la compétition sexuelle en est peut-être partiellement responsable.

Après un intervalle de trois ans deux nouvelles populations permanentes n°s 40 et 41 ont été constituées, en cage à population. La souche « v » avait été maintenue entre temps en tubes de culture et par repiquage assez

consanguin, c'est-à-dire en repiquant à chaque génération environ cinq couples. Mais la souche a passé à plusieurs reprises pour des raisons techniques par des stades critiques et a été récupérée de justesse. La souche sauvage, utilisée pour ces nouvelles populations permanentes, était une souche « Oregon R-C », mais il ne s'agit pas de la lignée utilisée pour les expériences précédentes.

Les deux populations nos 40 et 41 ont été constituées avec un nombre égal de femelles et de mâles des deux souches. La population n° 40 a été placée dans une salle à température constante, réglée à $20^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}$ et la population n° 41 dans une salle à $25^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}$. Ces populations ont été

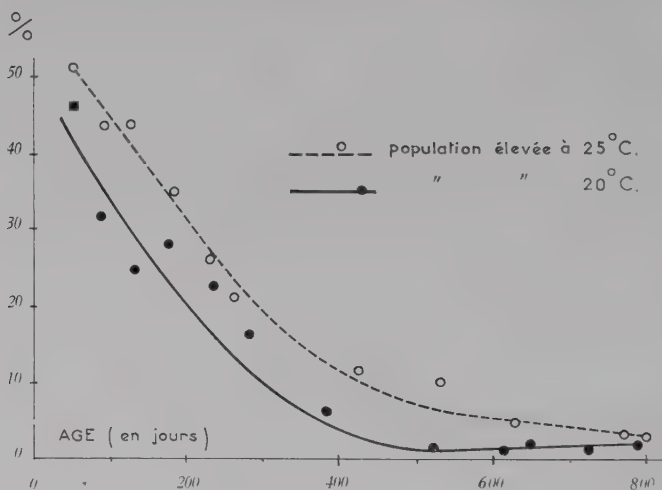


Fig. n° 2. — Évolution de la fréquence des femelles et des mâles « v » dans deux populations permanentes, maintenues pendant 800 jours à 20°C et à 25°C .

suivies pendant deux ans. Les recensements figurent dans le graphique n° 2.

A 20° la fréquence des femelles « v/v » et des mâles « v/— » atteint après 500 jours un équilibre au niveau de 2 0/0. A 25° la fréquence des femelles et des mâles « v » baisse plus lentement. Elle semble atteindre un niveau d'équilibre vers le 750^e jour à 4 0/0 de femelles et mâles « v » (voir fig. 2).

Notons en passant le fait intéressant, que l'élimination du gène « v » est plus lente à 25°C qu'à 20°C . Cela montre une fois de plus la dépendance de la valeur sélective d'un gène vis-à-vis des conditions du milieu.

A l'époque de la constitution des deux populations permanentes nos 40 et 41 la valeur sélective des mâles « v » et des mâles sauvages utilisés dans ces populations a été comparée dans les trois expériences nos 32 à 34 du tableau n° 3.

On pourrait penser que l'avantage considérable des mâles sauvages dans les populations nos 32 à 34 mène à une rapide élimination du gène « v » dans les populations permanentes. En réalité, cette élimination est très

lente et semble aboutir à un état d'équilibre. On a donc l'impression que l'avantage considérable des mâles sauvages « Oregon R-C » dans les populations temporaires n^{os} 32 à 34 n'a pratiquement qu'une influence nulle ou très faible sur l'évolution des populations permanentes, dans lesquelles la concurrence larvaire pour la nourriture est probablement le facteur le plus important de sélection. Et il semble bien que les hétérozygotes multiples aient la plus grande valeur sélective (TEISSIER, 1953).

Une autre population permanente illustre assez bien cet avantage des hétérozygotes multiples (population n^o 42 ; fig. 3). La population a été constituée en proportions égales avec des femelles et des mâles sauvages et avec des femelles et mâles homozygotes pour un gène dominant du

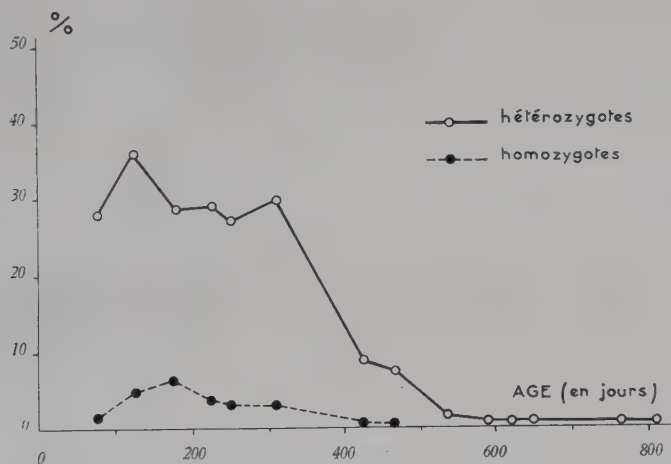


Fig. n° 3. — Évolution de la fréquence des femelles et des mâles homozygotes et hétérozygotes pour le gène « œil réduit » dans une population permanente.

2^e chromosome, obtenu par irradiation aux rayons-X, qui réduit considérablement le nombre des facettes des yeux. A l'état hétérozygote le gène réduit légèrement, mais nettement le nombre des facettes. Il est donc possible de distinguer les homozygotes « +/+ » des hétérozygotes.

Il est intéressant de trouver au cours des quinze premières générations une nette augmentation de la fréquence des Mouches homozygotes et hétérozygotes pour le gène mutant. On peut supposer que la pression sélective agissant contre les Mouches portant le mutant est forte, tant que ces Mouches sont encore relativement homozygotes pour leurs systèmes polygéniques. Par l'hybridation de plus en plus forte des porteurs du gène mutant pour ces systèmes polygéniques la valeur sélective de ces Mouches augmente au début de l'expérience. Mais le gène mutant confère aux porteurs, surtout aux homozygotes, dès le début, une valeur sélective négative, qui mène finalement à leur élimination, malgré le gain de la période initiale, dû à l'hybridation. Dès que l'hétérogénéité de toutes les Mouches de la population pour les systèmes polygéniques est à peu près égalisée,

l'effet de la valeur sélective négative du gène mutant agit régulièrement pendant environ 35 générations. Quand les hétérozygotes deviennent rares dans la population, l'élimination devient lente jusqu'à la disparition complète.

Ces résultats trouveront leur signification et une interprétation plus nuancée et mieux fondée à la lumière de travaux qui seront présentés dans le chapitre III.

C. — Influence de l'âge des Mouches sur les écarts à la panmixie.

Dans les populations naturelles de *D. melanogaster* les femelles et les mâles se rencontrent probablement très jeunes près du lieu de leur éclosion ; qui est dans la plupart des cas déterminé par la source de nourriture qui a permis leur développement larvaire. Il est assez probable qu'une fraction importante des femelles est fécondée peu après avoir atteint la maturité sexuelle et souvent par des mâles jeunes. Bien que cette supposition ne soit pas étayée par des observations précises, il n'est pas insensé de penser que l'âge des Mouches choisies pour les populations décrites dans le sous-chapitre IA, corresponde au moins partiellement aux conditions naturelles.

Il était néanmoins intéressant de savoir, si les écarts considérables à la panmixie, trouvés chez des jeunes Mouches, se produiraient aussi avec des femelles et des mâles plus âgés. L'étude des changements de la réceptivité des femelles et de la vigueur des mâles avec l'âge semble utile en vue de ce qui peut se passer dans les populations naturelles et aussi dans l'évolution des populations expérimentales permanentes.

a) Populations composées des souches « cn » et « v ».

Ce travail porte sur deux séries de sept populations, d'une composition analogue à celle des expériences nos 1 à 13 ; mais en utilisant des Mouches plus âgées. Les populations nos 43 à 49 ont été constituées de 50 0/0 de femelles « v », de 25 0/0 de mâles « v » et de 25 0/0 de mâles « cn » et les populations nos 50 à 56 de 50 0/0 de femelles « cn », de 25 0/0 de mâles « v » et de 25 0/0 de mâles « cn ». Les femelles et les mâles ont été prélevés dans les bouteilles de culture à l'âge de 1 à 12 heures, et conservés séparément pendant 48 heures dans des tubes de culture par lots de 30 Mouches. Toutes les Mouches ont donc largement atteint la maturité sexuelle au début de l'expérience. Ensuite les populations temporaires ont été composées comme celles du tableau n° 1. Toutes les conditions expérimentales, en dehors de l'âge des Mouches, sont les mêmes que dans les expériences nos 1 à 13.

Il faut toutefois tenir compte d'une différence qui pourrait jouer un rôle. Les femelles et les mâles des populations nos 1 à 13 (et des popula-

tions nos 14 à 38) ne passaient qu'une ou deux heures séparément dans des tubes avant la composition de la population expérimentale. Pour les populations nos 43 à 56 les femelles et les mâles restaient séparés pendant au moins 48 heures avant le début de l'expérience, et se trouvaient dans des conditions physiologiques particulières.

Les résultats sont exposés dans le tableau n° 5. Pour faciliter les comparaisons, les moyennes de populations analogues, composées de très jeunes Mouches, figurent sous celles des expériences effectuées avec des Mouches plus âgées. Dans les populations comportant des femelles « v », l'écart à la panmixie en faveur des mâles « cn » est le même pour les Mouches âgées que pour les Mouches très jeunes. Ce résultat montre d'une manière frappante, que la valeur sélective des mâles « cn » est un caractère génétique, qui se maintient pendant de longues générations au même niveau. Un peu plus de deux années, exactement 785 jours, se sont écoulées entre l'expérience n° 1 du tableau n° 1 et l'expérience n° 49 du tableau n° 5.

TABLEAU N° 5

Fréquences des femelles « v » et « cn » fécondées par les mâles « v » et « cn » âgés, au cours de 48 heures en cage à population.

Femelles

N° de l'exp.	Nombre total	0/0 fertiles	fécondées par des ♂			0/0 fécondées par ♂ « cn »	0/0 double fécondations
			« cn »	« v »	« cn » et « v »		
	« v »						
43	277	96,02	244	19	3	92,29	1,13
44	241	93,77	202	21	3	90,04	1,33
45	196	98,46	183	8	2	95,33	1,04
46	284	99,29	271	7	4	96,80	1,42
47	250	98,80	236	10	1	95,74	0,41
48	147	97,95	128	10	6	90,97	4,17
49	273	98,90	239	27	4	89,25	1,48
$\bar{m}$	1.668	97,60	1.503	102	23	93,02	1,41
$m_j. (*)$	1.064	88,91	870	59	17	92,86	
	« cn »						
50	192	94,79	133	29	20	78,57	10,99
51	224	92,41	170	15	22	87,43	10,63
52	288	84,37	198	38	7	82,92	2,88
53	294	83,33	201	26	18	85,71	7,35
54	172	89,53	121	8	25	86,68	16,23
55	159	88,67	103	8	30	83,68	21,28
56	294	92,17	189	58	24	74,16	8,86
$\bar{m}$	1.623	88,90	1.115	182	146	82,32	10,12
$m_j. (*)$	1.344	67,93	814	64	35	91,07	

(*) Moyennes des expériences effectuées avec des mouches très jeunes, reprises du tableau n° 1.

Tenant compte du rythme de repiquage des souches cela représente environ 40 générations.

On remarque que les femelles « v » sont presque toutes fécondées, tandis qu'elles ne l'étaient qu'à 89 0/0 dans les populations de Mouches très jeunes. Pour ces Mouches âgées, comme précédemment pour les Mouches très jeunes, peu de femelles « v » sont fécondées par les deux types de mâles.

Pour les femelles « cn » on constate également une augmentation importante du pourcentage des femelles fécondées par rapport aux femelles « cn » jeunes. La moyenne de la fréquence des femelles « cn » fécondées est plus basse que celle des femelles « v ». Il y a donc, chez les femelles âgées comme chez les femelles jeunes un décalage entre les deux génotypes pour le nombre de femelles fécondées.

Le nombre des femelles « cn » fécondées par les deux types de mâles est assez élevé dans toutes les expériences. Le phénomène est trop régulier pour être fortuit. Il doit s'agir d'une différence significative entre le comportement des deux types de femelles. Les femelles « cn » âgées acceptant plus facilement un deuxième accouplement pourraient ainsi réduire l'avantage sélectif des mâles « cn ». On peut en effet supposer que dans une première phase des populations nos 50 à 56, les mâles « cn » aient à peu près l'avantage considérable qu'ils manifestent dans les populations nos 43 à 49. Dans une deuxième phase un certain nombre de femelles « cn » seraient fécondées une deuxième fois, et ceci dans la plupart des cas par des mâles « cn ». Mais puisque les doubles fécondations par le même type de mâles ne peuvent pas être décelées, l'avantage sélectif des mâles « cn » apparaît plus faible qu'il pourrait l'être en réalité.

Les populations nos 43 à 56 ne renseignent évidemment pas sur le comportement de Mouches très âgées ; mais sur celui de Mouches qui ont largement atteint la maturité sexuelle. Ces expériences permettent donc d'affirmer, que les écarts à la panmixie, établis dans les populations nos 1 à 13 et nos 14 à 31 avec des Mouches très jeunes, ne sont certainement pas imputables en premier lieu à une différence du temps de développement et de l'âge de la maturité sexuelle des deux souches utilisées. Le grand avantage sélectif des mâles « cn » persiste, quand on se sert de mâles qui ont largement atteint la maturité sexuelle au début de l'expérience. Cette constatation est importante pour l'interprétation des expériences qui seront présentées dans les chapitres II et III.

Il était cependant indiqué d'approfondir l'étude de l'influence de l'âge des Mouches sur leur comportement.

b) Populations composées des souches « v » et sauvages « Oregon R-C ».

Une petite série d'expériences a été effectuée avec les souches « v » et sauvages « Oregon R-C » déjà utilisées précédemment. Les sept populations nos 57 à 63 étaient composées de deux types de femelles et d'un

seul type de mâles. Cette disposition permet une comparaison directe de la réceptivité des femelles. Dans les populations nos 57 à 59 les Mouches étaient très jeunes au début de l'expérience, dans les populations nos 60 à 63 elles étaient âgées de 2 à 6 jours. Dans toutes ces expériences les femelles et mâles restaient en contact pendant 48 heures. Les résultats sont consignés dans le tableau n° 6.

TABLEAU N° 6

*Influence de l'âge sur la réceptivité des ♀ « v »
et des ♀ sauvages « Oregon R-C ».*

N° de la pop.	Age au début de l'exp.	♀ « v »		♀ « + »		♂	0/0 ♀ « v » fécondées — 0/0 ♀ « + » fécondées
		Nombre	0/0 fécondées	Nombre	0/0 fécondées		
57	12 heures	97	63,9	145	33,1	« v »	+ 30,8
58	12 heures	107	72,8	126	42,1	« v »	+ 30,7
59	12 heures	98	53,1	98	23,9	« + »	+ 29,2
$\overline{m}$		302	63,6	369	33,6		+ 30,0
60	48 heures	68	70,6	25	84,0	« v »	— 13,4
61	72 heures	98	41,9	53	49,1	« v »	— 7,2
62	144 heures	82	67,1	82	78,0	« v »	— 10,9
63	144 heures	108	96,4	118	100,0	« + »	— 3,6
$\overline{m}$		356	69,7	278	82,4		— 12,7

Dans les trois populations composées de très jeunes Mouches la réceptivité des femelles « v » est beaucoup plus élevée que celle des femelles sauvages. Le décalage est le même avec les deux types de mâles ce qui indique qu'il ne s'agit pas d'une préférence des femelles « v » pour les mâles présentés, mais bien d'une plus grande réceptivité des femelles « v ». Celle-ci évolue avec le temps. Après deux jours, la réceptivité des femelles sauvages est plus élevée que celle des femelles « v ».

Les résultats présentés dans les tableaux nos 5 et 6 prouvent que l'âge des Mouches a des répercussions notables sur leur comportement sexuel et qu'il est indispensable de composer des populations avec des Mouches d'un âge déterminé et contrôlé, pour obtenir des résultats reproductibles.

Après avoir montré des changements de la réceptivité des femelles et de la vigueur des mâles au cours des premiers jours de la vie des Mouches il semblait utile d'essayer de déterminer l'âge de la maturité sexuelle pour les souches utilisées jusqu'ici. Plusieurs petites expériences ont été effectuées dans ce but.

c) *Age au premier accouplement des Mouches « v » et sauvages.*

On a placé des femelles de la souche « cn » et des mâles des souches « cn », « v » ou sauvages « Oregon R-C » âgés au maximum d'une demi-heure, donc à peine éclos, séparément dans des tubes de culture. A la 16^e, 19^e, 22^e heure, etc., on place une femelle et un mâle sans anesthésie ensemble dans un tube. Après 3 heures on écarte le mâle et 11 jours plus tard on fait le recensement des femelles fertiles. Ce petit test portait sur dix couples pour chaque type de mâle et pour chaque intervalle de temps.

Le nombre de femelles fertiles est porté dans le tableau n° 7. Les lots de mâles sont trop petits pour que de faibles différences puissent se manifester. Pour les mâles « cn » et « v » les premières fécondations sont obtenues dans l'intervalle de la 22^e à la 25^e heure, pour des mâles sauvages dès la 16^e heure.

TABLEAU N° 7

*Age de la maturité sexuelle des ♂ « cn », « v »
et sauvages « Oregon R-C ».*

Intervalle en heures	Nombre de femelles fécondées par les mâles								
	« cn »			« v »			« + »		
	Nombre	A 0/0	B 0/0	Nombre	A 0/0	B 0/0	Nombre	A 0/0	B 0/0
16 ^e à 19 ^e	0			0			1	4,17	1,43
19 ^e à 22 ^e	0			0			0		
22 ^e à 25 ^e	1	5,26	1,43	1	14,29	1,43	4	16,67	5,71
25 ^e à 28 ^e	2	10,53	2,86	1	14,29	1,43	3	12,50	4,29
28 ^e à 31 ^e	3	15,79	4,29	0			2	8,33	2,86
31 ^e à 34 ^e	8	42,11	11,43	2	28,57	2,86	6	25,00	8,57
34 ^e à 37 ^e	5	26,32	7,14	3	42,85	4,29	8	33,33	11,43
Total.	19	100	27,14	7	100	10,00	24	100	34,29

A 0/0 : calculé sur les femelles fécondées par chacun des trois types de mâles.

B 0/0 : calculé sur toutes les 70 femelles présentées à chacun des trois types de mâles.

Dans cette expérience les femelles étaient aussi jeunes que les mâles. L'âge de la maturité sexuelle des femelles pouvait donc être un facteur limitant et empêcher une détermination correcte de celle des mâles, mais ces conditions correspondent à celles des populations nos 1 à 38 et permettent d'affirmer que le léger décalage entre les trois types de mâles du tableau n° 7 ne peut pas expliquer les grands écarts à la panmixie trouvés dans les populations temporaires.

d) *Maturité sexuelle des mâles « cn » et « v ».*

Une autre expérience a été réalisée en écartant l'influence de la maturité sexuelle des femelles. On a placé un grand nombre de fois une femelle « v » âgée de 48 heures dans un tube de culture avec un mâle « v » ou avec un mâle « cn » âgé au maximum d'une demi-heure. Ensuite on a observé l'heure exacte du début du premier accouplement. L'observation a été faite dans une pièce dans laquelle la température a été réglée à $25^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{C}$ en lumière artificielle constante.

La figure 4 donne en histogrammes la fréquence des mâles, qui se sont accouplés, rassemblés par classes correspondantes à des intervalles de

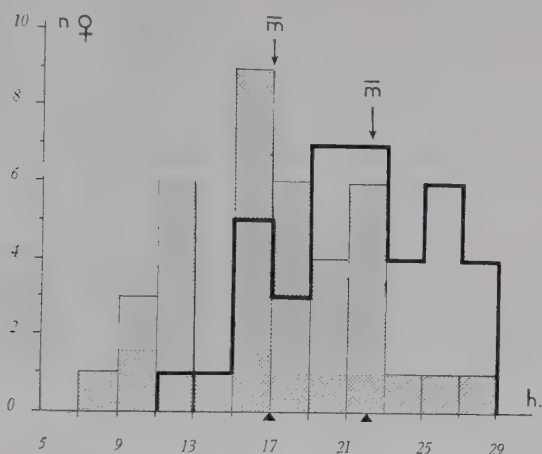


Fig. n° 4. — Détermination de la maturité sexuelle des mâles « cn » et « v ». Nombre de femelles fécondées par des mâles « cn » (en pointillé) et des mâles « v » (en blanc) au cours d'intervalles successifs de 2 heures.

2 heures. Les histogrammes font ressortir un décalage assez important entre les deux types de mâles. Le mâle « cn » le plus précoce s'accouplait dès l'âge de 7 h. 49 min. Le premier accouplement d'un mâle « v » a été observé à l'âge de 12 h. 24. min. La moyenne de l'âge du premier accouplement, calculée non pas sur les chiffres groupés par intervalles, mais les chiffres réels, est de 17 h. 6 min. pour les mâles « cn » et de 21 h. 15 min. pour les mâles « v ».

Ces résultats semblent indiquer que les mâles « cn » arrivent plus tôt à la maturité sexuelle que les mâles « v ». Ce décalage pourrait expliquer une faible fraction des écarts à la panmixie trouvés dans les populations temporaires. Mais il ne peut pas en être la cause principale, puisque les femelles des populations décrites dans les tableaux nos 1 à 4 étaient très jeunes et rendaient ce décalage pratiquement inefficace, et puisque les mâles des populations du tableau n° 5, qui avaient largement dépassé le niveau du décalage au début de l'expérience, manifestaient le même avantage sélectif pour les mâles « cn ».

Ce qui a été mesuré dans ces deux petites expériences n'est qu'un des aspects de la maturité sexuelle, le moment du premier accouplement. Il n'est pas exclu que les mâles « v » produisent des spermatozoïdes fonctionnels au même âge que les mâles « cn », mais qu'ils procèdent en moyenne un peu plus tardivement au premier accouplement. Les deux choses ne sont pas nécessairement liées d'une manière stricte. Dans ce cas le décalage observé entre les deux types de mâles pour l'âge au premier accouplement pourrait bien être exclusivement une conséquence de la différence de la vigueur des deux types de mâles. L'observation du comportement des mâles, qui sera décrite dans le chapitre II, consolidera cette dernière hypothèse.

e) *Age au premier accouplement des Mouches « cn » et « v ».*

Une troisième expérience a été réalisée avec des couples de très jeunes Mouches des souches « cn » et « v », âgées au maximum d'une demi-heure au début de l'expérience. Ces conditions correspondent de nouveau bien à celles des populations temporaires des tableaux nos 1 à 4. L'observation a été faite à la température ambiante du laboratoire, qui variait de 20° C à 22° C. Quatre types de couples ont été formés. Pour chaque couple l'heure du début du premier accouplement a été noté. Les résultats sont consignés dans le tableau n° 8. Les mâles « cn » s'accouplent en moyenne

TABLEAU N° 8

Age au premier accouplement des femelles et mâles « cn » et « v ».

	Couples			
	♀ « v » × ♂ « v »	♀ « v » × ♂ « cn »	♀ « cn » × ♂ « v »	♀ « cn » × ♂ « cn »
Nombre de couples observés	21	26	11	35
Premier accouplement après n heures en				
moyenne	38 h. 35 min.	34 h. 51 min.	40 h. 53 min.	36 h. 22 min.
Délai minimal	25 h. 25 min.	27 h. 50 min.	30 h. 50 min.	25 h. 20 min.
Délai maximal	49 h.	46 h. 40 min.	46 h. 45 min.	49 h. 30 min.

4 heures plus tôt que les mâles « v », aussi bien dans les croisements avec les femelles « v » qu'avec les femelles « cn ». Pour ces deux types de mâles le premier accouplement se fait en moyenne 2 heures plus tôt dans le croisement avec les femelles « v », par rapport au croisement avec les femelles « cn ». Ces résultats s'expliquent aisément, si on admet d'une part que les femelles « v » sont plus réceptives que les femelles « cn » et accep-

tent de ce fait plus tôt un premier accouplement ; et d'autre part que les mâles « cn » sont plus vigoureux que les mâles « v » et accomplissent en moyenne leur premier accouplement plus tôt. Dans les expériences décrites ci-dessus (b), effectuées avec des femelles « v » plus âgées, les moyennes de l'heure du premier accouplement sont beaucoup plus basses. Cela provient peut-être partiellement de la différence de température à laquelle les deux séries d'observations ont été faites, mais surtout du fait que les femelles sont beaucoup moins précoces que les mâles.

Le fait que chacun des deux types de mâles s'accouple en moyenne 2 heures plus tôt avec les femelles « v » pourrait donc être attribué à une maturité sexuelle légèrement plus précoce de ces femelles. Mais la différence du nombre de femelles « v » et de femelles « cn » fécondées dans les expériences nos 43 à 56, faites avec des souches qui avaient largement atteint la maturité sexuelle, semble indiquer qu'il s'agit même dans l'expérience du tableau n° 8 d'une différence du comportement des femelles plutôt que de la maturité sexuelle dans le sens physiologique du mot. Le même argument est valable pour les mâles.

CHAPITRE II

MESURE DE LA VIGUEUR DES MALES ET OBSERVATION DE LEUR COMPORTEMENT

L'étude de nombreuses populations temporaires, composées d'un type de femelles et de deux types de mâles, a révélé un avantage sélectif important pour certains types de mâles par rapport à d'autres. Il semble que les écarts à la panmixie qu'on observe dans ces populations soient en premier lieu la conséquence du niveau spécifique de la vigueur des mâles de chaque souche, mais ces expériences ont montré que les phénomènes de concurrence dans une grande population sont assez complexes. Puisqu'on ne connaît que le résultat global que la population offre à la fin de l'expérience, l'interprétation reste parfois incertaine. Pour pouvoir analyser l'importance des facteurs qui agissent dans la compétition sexuelle, il a fallu créer des conditions expérimentales plus simples, ou même observer directement le comportement des mâles.

A. — Observation du comportement des mâles.

Pour étudier le comportement de couples de Drosophiles, des femelles vierges et des mâles très jeunes des souches « cn » et « v » ont été isolés dans des tubes de culture et conservés pendant 3 jours séparément. Un éventuel décalage de la maturité sexuelle des deux souches utilisées ne pouvait pas intervenir dans ces conditions. Rappelons que les popu-

lations nos 43 à 56 (tableau n° 5), qui avaient été constituées avec les mêmes souches et des Mouches du même âge, manifestaient constamment un grand avantage pour les mâles « cn ».

Pour l'expérience on transfère une femelle et, tout de suite après un mâle sans anesthésie dans une cellule d'observation. Le fond de cette cellule est couvert pour chaque observation d'un morceau frais de papier-filtre, légèrement humecté. Après quatre observations la cellule est lavée à l'alcool et à l'éther. Le diamètre de la chambre d'observation est de

TABLEAU N° 9

Essais d'accouplements des mâles « cn » et « v ».

Nombre d'essais	Fréquences			
	Femelles « v »		Femelles « cn »	
	♂ « v »	♂ « cn »	♂ « v »	♂ « cn »
0	14	2	7	6
1	10	11	9	3
2	4	1	0	4
3	3	4	1	1
4	0	4	1	2
5-8	0	3	0	5
9-12	0	3	0	1
17	0	0	1	0
21	0	1	0	0
35	0	0	0	1
Total	27	114	33	101
Moyenne	0,88	3,93	1,35	4,39

TABLEAU N° 10

Durée des accouplements en minutes.

Série	♀	♂	Nombre d'observations	Durée des accouplements en minutes		
				minim.	maxim.	moyenne
A	« v »	« v »	12	12	26,5	16,2
	« v »	« cn »	26	8,5	19,5	13,7
	« cn »	« v »	9	18,5	25	20,9
	« cn »	« cn »	13	10	18,5	16
B	« v »	« v »	48	6	34	21,5
	« v »	« cn »	57	10	29	18,5
	« cn »	« v »	28	10	28	21,5
	« cn »	« cn »	26	4	27	17,6

20 mm. et correspond au champ visuel de la loupe binoculaire, ce qui permet de suivre les deux Mouches dans leurs déplacements, sans être obligé de toucher à la cellule. Toutes les observations ont été faites dans les mêmes conditions : c'est-à-dire dans une chambre obscure, à l'aide d'une lumière artificielle faible, toujours réglée à la même intensité, à une température maintenue à 25° C et exclusivement entre 15 heures et 18 heures. Ces précautions sont indispensables pour obtenir des résultats comparables. Lumière, température, humidité et heure de la journée influent sur le comportement des Mouches. Chaque couple a été observé pendant 30 minutes.

31 mâles « v » et 29 mâles « cn » ont été observés en présence d'une femelle « v » ; ainsi que 19 mâles « v » et 23 mâles « cn » en présence d'une femelle « cn ».

On trouvera ci-dessous, pour chaque type de couple, le nombre de mâles qui ont procédé à un accouplement au cours des 30 minutes de l'observation :

femelle « v » et mâle « v » : 12 accouplements, 38,7 0/0 des mâles ;
 femelle « v » et mâle « cn » : 26 accouplements 89,7 0/0 des mâles ;
 femelle « cn » et mâle « v » : 9 accouplements 47,3 0/0 des mâles ;
 femelle « cn » et mâle « cn » : 13 accouplements 56,5 0/0 des mâles.

Pour chaque couple quatre données ont été relevées :

- 1) le temps d'attente à partir du moment de la mise en contact du couple dans la cellule jusqu'au début de la parade nuptiale (fig. 5 et 6) ;
- 2) le temps d'attente à partir de la mise en contact du couple jusqu'au début de l'accouplement (fig. 7 et 8) ;
- 3) le nombre d'essais d'accouplement effectués par chaque mâle (tableau n° 9) et
- 4) la durée de l'accouplement (tableau n° 10).

Les histogrammes des figures 5 et 6 montrent que les mâles « cn » commencent leur parade nuptiale un peu plus tôt que les mâles « v », en présence des femelles « v ». Tous les mâles « cn » ont effectué une parade nuptiale, au plus tard 10 minutes après avoir été placés en présence de la femelle ; tandis que cinq mâles « v » ne manifestaient aucune activité sexuelle pendant les 30 minutes de l'observation. En présence des femelles « cn » on ne trouve pas de différence tranchée entre les deux types de mâles pour le début de la parade.

Les histogrammes des figures 7 et 8 donnent le temps qui s'écoule jusqu'au début de l'accouplement. Pour ce temps d'attente le décalage entre les deux types de mâles est important, en présence de femelles « v » et un peu moins grand en présence des femelles « cn ». Dès les premières 5 minutes de l'observation 48,3 0/0 des mâles « cn » se sont accouplés avec des femelles « v » contre 12,9 0/0 seulement pour les mâles « v ». Un grand nombre de mâles « v » (61,3 0/0) ne se sont pas accouplés pen-

dant les 30 minutes de l'observation avec une femelle « v », tandis que 10,3 0/0 seulement des mâles « cn » ne se sont pas accouplés.

L'observation des couples a révélé une autre différence entre les deux types de mâles. Presque toutes les femelles refusent au début de la parade nuptiale le contact avec le mâle. Quand le mâle s'approche de la femelle, celle-ci s'en va, repousse le mâle avec une patte de la deuxième paire et donne parfois des coups de pattes vigoureux. Malgré cette attitude

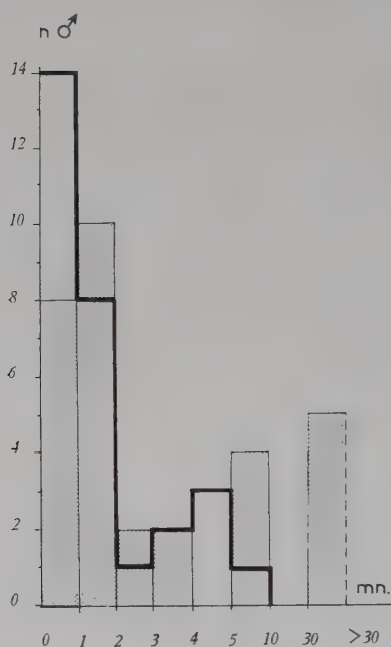


Fig. n° 5.

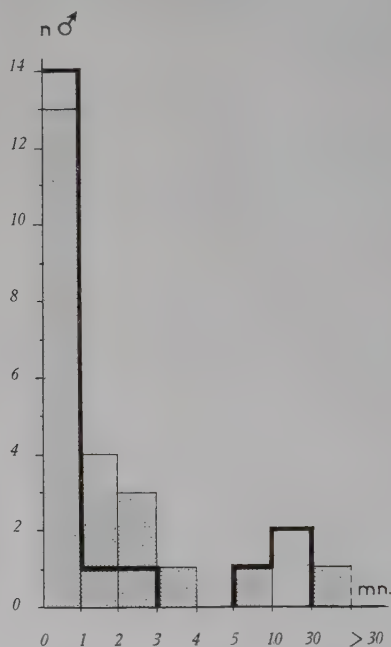


Fig. n° 6.

Fig. n° 5. — Temps d'attente jusqu'au début de la parade nuptiale pour les mâles « cn » (en blanc) et « v » en présence de femelles « v ».

Fig. n° 6. — Temps d'attente jusqu'au début de la parade nuptiale pour les mâles « cn » (en pointillé) et « v » en présence de femelles « cn ».

répulsive des femelles, les mâles essayent, après une durée plus ou moins longue de la parade nuptiale, de monter brusquement sur la femelle pour procéder à l'accouplement. Assez souvent la femelle réussit à se débarrasser du mâle. Elle repousse les deux types de mâles de la même manière. On n'observe aucun signe de discernement chez les femelles. C'est après un tel premier échec qu'on constate un comportement très différent chez les deux types de mâles. Peu de mâles « v » recommencent une parade nuptiale qui pourrait les amener à un autre essai d'accouplement. Les nombres d'essais d'accouplements sont relevés dans le tableau n° 9. Sur les douze mâles « v » qui se sont accouplés avec une femelle « v » pendant

le temps d'observation, dix y sont arrivés dès le premier essai. Les deux autres se sont accouplés au deuxième essai. Et en tout il n'y a que sept mâles « v » qui ont effectué deux ou au maximum trois essais d'accou-

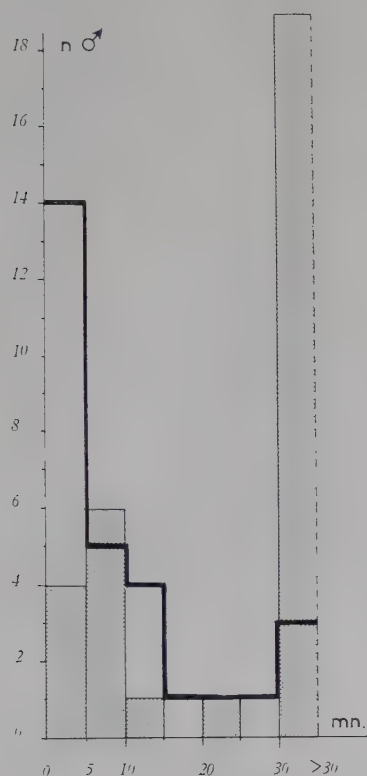


Fig. n° 7.

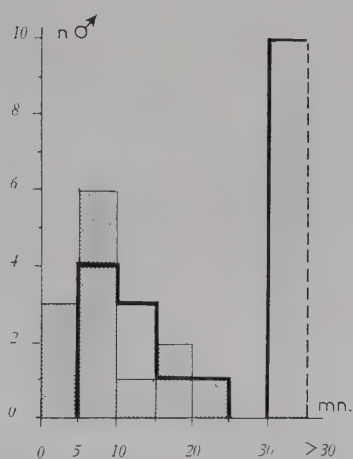


Fig. n° 8.

Fig. n° 7. — Détermination du temps d'attente en minutes jusqu'au début de la copulation pour les mâles « cn » (en blanc) et les mâles « v » (en pointillé) en présence de femelles « v ».

Fig. n° 8. — Détermination du temps d'attente en minutes jusqu'au début de la copulation pour les mâles « cn » (en pointillé) et les mâles « v » (en blanc) en présence de femelles « cn ».

plement. Une fraction importante des mâles « v » ne faisait aucun essai d'accouplement.

Les nombres de mâles « cn » et de mâles « v » qui ont réussi à s'accoupler dès le premier essai avec des femelles « v » sont presque les mêmes. Ceci est un argument important contre l'hypothèse du choix exercé par les femelles et pour l'hypothèse qui explique les écarts à la panmixie en faveur des mâles « cn » par la plus grande vigueur de ces derniers. Le tableau n° 9

montre bien, que tous les mâles « cn », excepté deux, ont exécuté leur parade nuptiale et des essais d'accouplement avec une grande persistance.

Pour les mâles qui étaient en présence d'une femelle « cn » la situation est comparable. Les neuf mâles « v » qui se sont accouplés avec une femelle « cn » y sont tous arrivés dès le premier essai. Trois mâles « v » seulement ont continué à faire des essais d'accouplement après le premier échec. La répartition du nombre d'essais d'accouplement chez les mâles « cn » montre bien que ceux-ci doivent leur avantage sélectif à la persistance de leur parade nuptiale, qui s'exprime ici par le nombre d'essais d'accouplement. Six mâles « cn » n'ont pas fait d'essais d'accouplement, trois se sont accouplés dès le premier essai. Les quatorze autres mâles « cn » ont continué presque sans arrêt leur parade nuptiale et les essais d'accouplement, qui atteignent dans un cas le nombre de 35 !

Les phases de la parade nuptiale correspondent chez les deux types de mâles aux descriptions classiques, telles que STURTEVANT (1915), SPIETH (1952), BASTOCK et MANNING (1955) les ont données pour *D. melanogaster*. La différence est quantitative. Les parades des mâles « v » se manifestent à de longs intervalles et ne durent chaque fois que peu de secondes. Les mâles « v » ne commencent une nouvelle parade qu'au moment où la femelle passe près d'eux. Ils exécutent les déplacements en demi-cercles autour de la tête de la femelle, l'écartement et les vibrations des ailes, le tapotement avec la première paire de pattes et le léchage de l'abdomen de la femelle, peu de fois et lentement.

La parade des mâles « cn » est beaucoup plus active. Ils courent souvent vers la femelle, la poursuivent pendant longtemps, la cherchent activement, quand ils ont perdu le contact. Les mâles « cn » exécutent un grand nombre de fois et rapidement les mouvements caractéristiques de la parade. Les intervalles entre deux parades sont courts. Les mâles « cn » accomplissent donc la parade nuptiale avec beaucoup plus de persévérance, de régularité et d'énergie que les mâles « v », et cela indépendamment du type de femelle qui est en leur présence.

Le tableau n° 10 donne en A les moyennes de la durée des accouplements pour les quatre types de couples. Les accouplements durent moins longtemps avec les femelles « v » qu'avec les femelles « cn » et ils sont plus courts pour les mâles « cn » que pour les mâles « v ». On peut conclure, au moins pour les deux souches étudiées, que l'accouplement est plus court pour les femelles qui sont plus réceptives et pour les mâles qui sont plus actifs.

En B figurent les résultats d'une autre observation, qui portait sur un plus grand nombre de couples. Les Mouches étaient âgées de 2 jours au début de l'expérience et furent observées à une température de $20^{\circ}\text{C} \pm 1,5^{\circ}\text{C}$. Là aussi la durée de l'accouplement est plus courte pour les mâles « cn ». On ne retrouve pas de différence pour les deux types de femelles.

B. — Détermination de la vigueur des mâles « cn » et « v ».

Après avoir établi avec certitude une différence de la vigueur des mâles « cn » et « v » par l'observation de leur comportement, il était souhaitable de déterminer la vigueur des mâles quantitativement.

Il fallait choisir une mesure de la vigueur des mâles qui soit vraiment représentative, qui ne soit pas trop influencée par d'autres facteurs, qui puisse être déterminée avec une précision suffisante pour permettre la distinction des souches, et qui ne soit ni trop compliquée, ni trop longue à effectuer.

Tenant compte de toutes les expériences déjà présentées, et surtout de l'observation du comportement des mâles, il a semblé utile d'exprimer la vigueur des mâles par le nombre de femelles fécondées par un mâle dans un délai donné. Cette mesure correspond aux critères établis ci-dessus. Elle n'est évidemment qu'un facteur parmi d'autres, qui composent le phénomène complexe, qu'est la vigueur des mâles.

Pour déterminer le pouvoir de fécondation, les mâles ont été placés individuellement pendant 48 heures dans un tube de culture avec six femelles. Femelles et mâles étaient âgés au maximum de 12 heures au début de l'expérience. Ces tubes étaient placés dans une salle à température constante, réglée à $25^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$. Puisque les accouplements se produisent aussi dans l'obscurité, les tubes étaient placés dans des boîtes fermées. Ainsi toute influence de l'intensité de la lumière, variable pour différentes souches (SPIETH et HSU, 1950 ; MEDIONI, 1958), a été éliminée et la complication du contrôle rigoureux de l'intensité et de la qualité de la lumière évitée.

Après un délai de 48 heures, chaque femelle a été placée individuellement dans un tube de culture, pour pouvoir déceler le nombre des femelles fécondées par chacun des mâles. Cette technique nécessite l'emploi d'un grand nombre de tubes. Mais elle a des avantages par rapport à celle que CROW (1942), DOBZHANSKY et MAYR (1944), PATTERSON et ses coll. (1940 à 1947) ont utilisée pour déterminer l'isolement sexuel entre races géographiques ou entre espèces et qui s'imposait dans ce dernier cas. Quand on isole les femelles dans des tubes de culture, au lieu de les écraser pour constater la présence de spermatozoïdes, il est facile de traiter un grand nombre de femelles en peu de temps, tout en respectant, à quelques minutes près, pour tous les mâles le même temps de contact avec les femelles. Cette condition est importante pour réussir une mesure correcte de l'activité sexuelle des mâles. En plus, on mesure directement et sans erreur l'efficacité des mâles, en relevant le nombre de femelles fertiles. Une petite expérience préliminaire a, en effet, montré que, pour certaines souches de mâles, une ou deux des six femelles ne pondaient que peu d'œufs fécondés. Il est probable que dans ces cas le mâle ne transmettait qu'un assez petit nombre de spermatozoïdes. La détermination du nombre

de femelles fécondées par la présence de spermatozoïdes mobiles serait incertaine dans ces cas. Il n'est pas exclu que dans d'autres cas un nombre de spermatozoïdes restreint et pourtant décelable au microscope soit transmis à la femelle ; mais que la fécondation des œufs ne soit pas assurée.

Il nous semble donc que le recensement des femelles, qui ont réellement donné une descendance, constitue une mesure plus adéquate que la présence de spermatozoïdes.

Cette technique permet en plus — au moins pour certains des croisements — de s'assurer par un rapide contrôle de la F_1 , si les femelles utilisées étaient réellement toutes vierges au début de l'expérience.

Le fait, que pour certains types de mâles une ou deux des six femelles pondent peu d'œufs fécondés, tandis que ce cas est rare pour d'autres types de mâles, montre que la vigueur de différents types de mâles ne se distingue pas seulement par le nombre de femelles fécondées, mais aussi par la quantité de spermatozoïdes produits. Ce deuxième facteur, qui intervient dans la valeur sélective des mâles, n'a pas été étudié quantitativement. Il n'est pas exclu, *a priori*, que le nombre de femelles qui sont fécondées par un mâle, soit limité par la quantité de spermatozoïdes, que ce mâle produit. Mais l'observation du comportement des mâles « cn » et des mâles « v » prouve que la différence de la valeur sélective entre ces deux types de mâles est en premier lieu une conséquence de leur comportement.

La technique de mesure de la vigueur des mâles décrite ci-dessus a d'abord été appliquée aux souches « cn » et « v », précédemment utilisées dans des populations temporaires en cage à population. Quatre types de petites populations ont été constituées :

six femelles « v » et un mâle « v » ; six femelles « cn » et un mâle « v » ;
six femelles « v » et un mâle « cn » ; six femelles « cn » et un mâle « cn ».

L'expérience porte sur 440 de ces populations. Les résultats sont représentés dans les histogrammes des figures 9 et 10. On y trouve en abscisse les classes correspondantes au nombre de femelles fécondées par un mâle et en ordonnée la fréquence des mâles pour chacune des sept classes.

La comparaison des histogrammes montre immédiatement, que la vigueur des mâles « cn » dépasse celle des mâles « v ». Pour les populations composées de femelles « v » et de mâles « cn », l'expérience donne de toute évidence une partie seulement de la distribution normale, la classe de six femelles fécondées étant la plus nombreuse.

Pour les mâles « v » la classe de mâles qui ne fécondent aucune femelle est assez importante et forme nettement un mode en dehors de la distribution normale. On pourrait penser qu'il s'agit là de mâles stériles. Pour éclaircir ce point, 120 couples de femelles de la souche sauvage « Oregon R-C » et de mâles « v » ont été constitués dans des tubes de culture. Les Mouches, âgées de 1 à 12 heures au début de l'expérience, restaient pendant 11 jours en contact à une température de 25° C., 116 de ces couples ou

96,6 0/0 étaient fertiles. Une expérience analogue, faite avec 115 couples de femelles « v » et de mâles « v », a donné 114 couples fertiles (99,1 0/0). Les mâles « v » des histogrammes des figures 9 et 10 qui ne fécondent

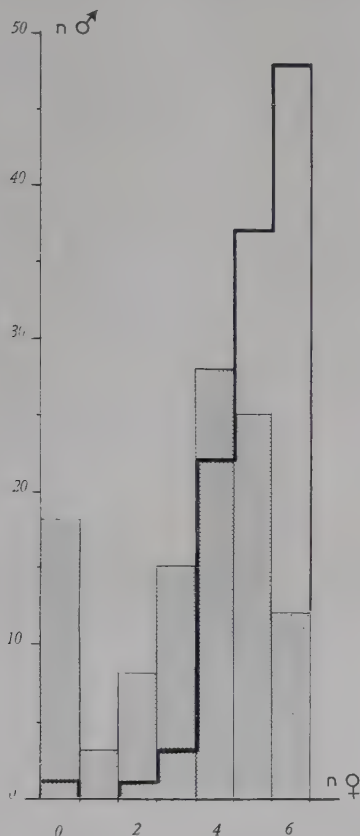


Fig. n° 9.

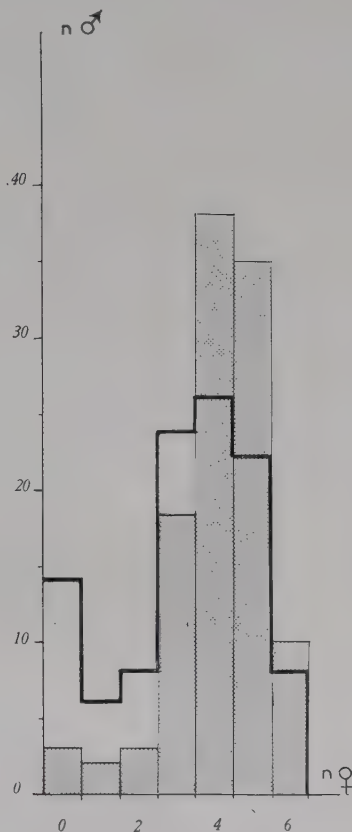


Fig. n° 10.

Fig. n° 9. — Nombre de femelles « v » fécondées par des mâles « cn » (en blanc) et « v ».

Fig. n° 10. — Nombre de femelles « cn » fécondées par des mâles « cn » (en pointillé) et « v ».

aucune femelle ne correspondent donc pas à des mâles stériles. L'observation du comportement des mâles « v » pourrait bien expliquer cette anomalie (fig. 5 à 8 et tableau n° 9). Il y avait en effet 16 0/0 de mâles « v » qui ne procédaient à aucune parade nuptiale pendant les 30 minutes de l'observation. Or il y a dans les deux types de populations composées de femelles « v » et mâle « v » ainsi que de femelles « cn » et mâle « v » respectivement 16 0/0 et 13 0/0 de mâles « v » qui n'ont pas fécondé une seule femelle. Certes, les conditions de ces expériences et des observations de comportement des mâles sont trop différentes pour qu'on puisse directe-

ment assimiler les chiffres. Il est néanmoins raisonnable d'expliquer les deux classes de mâles « v » dans les figures 9 et 10, qui ne fécondent pas de femelles, par le fait qu'un certain nombre de ces mâles n'atteint pas pendant les 48 heures de l'expérience, le seuil de stimulation qui les amènerait à au moins un accouplement.

L'expérience permet de mesurer en même temps comparativement la réceptivité des femelles. Les deux types de mâles fécondent moins de femelles « cn » que de femelles « v ». Le décalage est important et largement significatif pour les mâles « cn ». Il n'est pas significatif pour les mâles « v ».

La réceptivité des femelles et leur comportement n'ont pas été étudiés en détail. Mais ces facteurs interviennent nécessairement dans la mesure de la vigueur des mâles. Celle-ci dépend toujours de la réceptivité des femelles et ne peut pas être mesurée en valeurs absolues ou indépendantes.

Pour avoir une idée plus précise de l'influence de la réceptivité des femelles sur le nombre de femelles fécondées par un mâle, cette mesure a été étendue pour les mâles « cn » et les mâles « v » à six autres types de femelles. Des populations analogues à celles déjà décrites ont été constituées. Les résultats sont représentés dans le tableau n° 11.

TABLEAU N° 11

*Nombres de différents types de femelles fécondées
par les mâles « cn » et « v ».*

Souches des femelles	Nombre de populations étudiées	Nombre de femelles fécondées en moyenne par un mâle	
		« cn »	« v »
white	100	5,44	3,92
ebony	100	5,38	3,32
vermilion	220	5,09	3,43
+ Oregon R-C	220	4,35	3,27
forked	500	4,37	2,47
cinnabar	220	4,07	3,31
+ Perpignan	200	3,96	1,88
vestigial	300	3,37	2,28

Le nombre de femelles fécondées en moyenne par un mâle « cn » passe de 5,44 pour les femelles « w » à 3,37 pour les femelles « vg ». Il est intéressant de constater que ce décalage important entre le minimum et le maximum qui est de 2,07 se retrouve chez les mâles « v » qui fécondent en moyenne de 3,92 femelles « w » à 1,88 femelles « + Perpignan ». Le décalage est avec 2,04 égal à celui des mâles « cn ».

Les souches des femelles utilisées sont classées dans le tableau n° 11 d'après le nombre de femelles fécondées par les mâles « cn ». Cet ordre

est à peu de choses près également valable pour les mâles « v ». Le décalage se produit sans aucune exception toujours en faveur des mâles « cn ».

Il n'y avait dans cette expérience aucune concurrence et aucun vrai choix. Chacune des petites populations était composée de dix femelles de la même souche et d'un seul mâle. Par l'égalité de la différence entre la plus grande et la plus petite moyenne du nombre de femelles fécondées, par les deux types de mâles, par l'avantage constant des mâles « cn » sur les mâles « v » et par l'ordre très semblable du passage de la plus grande à la plus petite moyenne, cette expérience permet d'affirmer que le choix des partenaires par les femelles, s'il existe, joue un rôle négligeable. La réceptivité des femelles, ou peut-être leur vigueur dans la défense contre les mâles, ne doit pas être confondue avec un choix des femelles pour les mâles. Les femelles « w », particulièrement réceptives, le sont aussi bien pour les mâles « cn » que pour les mâles « v ». Et les femelles « + Perpignan » et « vestigial » sont les moins réceptives pour les deux types de mâles.

La bonne correspondance du classement dans les deux colonnes du tableau n° 11 s'explique aisément quand on admet un niveau spécifique de la réceptivité des femelles et de la vigueur des mâles pour chaque souche et s'accorde mal avec l'hypothèse d'un choix des partenaires exercé par les femelles.

Dans le chapitre suivant cette technique de mesure de la vigueur des mâles sera appliquée à un grand nombre d'autres souches et servira à l'analyse du déterminisme génétique de ce facteur.

CHAPITRE III

DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DE LA VIGUEUR DES MALES

Introduction.

Peu d'auteurs ont étudié explicitement le déterminisme génétique des facteurs qui sont responsables de l'isolement sexuel ou des écarts à la panmixie chez *D. melanogaster*.

RENDEL (1951), MERRELL (1949), REED et REED (1950), MORPURGO et NICOLETTI (1956), BASTOCK (1956) et d'autres ont isogénéisé les souches pendant 5 à 30 générations avant de commencer leurs expériences et considèrent les phénomènes de sélection sexuelle qu'ils observent comme un effet pléiotrope des gènes marqueurs utilisés.

PETIT (1955) pense que l'isolement sexuel entre « w » et son allèle sauvage est le résultat de l'interaction du gène mutant et de l'ensemble du génome de la souche « w ».

BÖSIGER (1957, 1958 a, 1958 b, 1958 c) et PETIT (1959) excluent l'hypo-

thèse d'un simple effet pléiotrope des gènes mutants par lesquels les souches sont marquées et admettent un déterminisme polygénique.

L'analyse de la compétition sexuelle dans des populations expérimentales et l'observation du comportement de couples a montré d'importantes différences entre la vigueur des mâles des souches « vA » et « cn 127 ». Il était donc utile de commencer les recherches sur la base génétique de la vigueur des mâles par ces deux souches.

Rappelons d'abord que les deux souches n'étaient pas isogénéisées, et que leur provenance et leur état génétique sont différents. La souche « vA » avait déjà été élevée depuis de longues années au moyen de repiquages assez consanguins au Laboratoire de Génétique de la Faculté des Sciences avant le début de ces expériences. Il s'agit certainement d'une souche très isogénique et adaptée par une longue sélection aux conditions d'élevage de laboratoire.

La souche « cn 127 » a été constituée en 1951 en partant de la descendance d'une seule femelle, capturée dans une population naturelle de *Drosophiles*.

Rien ne permettait, *a priori*, d'attribuer la vigueur des mâles « cn 127 » à un effet pléiotrope du gène « cn » ou à l'action d'un autre gène majeur. Il fallait plutôt envisager un déterminisme complexe pour ce facteur concernant le comportement des Mouches. Aussi semblait-il indispensable de prévoir d'emblée plusieurs types d'expériences pour éclaircir les divers aspects du problème.

Pour éviter des répétitions lourdes, les résultats ne seront commentés que brièvement à la suite de chaque série d'expériences. Une discussion de l'ensemble des résultats sera présentée dans le quatrième chapitre. Elle permettra d'établir une nouvelle hypothèse sur le déterminisme génétique des facteurs responsables de la sélection sexuelle.

A. — Comparaison de plusieurs souches homozygotes pour « cinnabar ».

La recherche de mutants dans des populations naturelles ayant fourni plusieurs femelles qui portaient le gène « cn » à l'état hétérozygote (BösiGER, 1953) il était possible de contrôler dans une certaine mesure l'hypothèse d'un effet pléiotrope du gène « cn » sur la vigueur des mâles à l'aide de ces souches « cn ».

La vigueur des mâles de onze souches rendues homozygotes pour le gène « cn » a été mesurée en comptant le nombre de femelles fécondées par un seul mâle pendant 48 heures. Tous les mâles se trouvaient dans cette expérience en présence de femelles de la souche sauvage « Oregon R-C ». La souche « cn 127 », qui a déjà servi à plusieurs expériences, est incluse dans ce lot, ainsi qu'une souche « cn » élevée depuis de longues années au laboratoire. Les résultats sont consignés dans le tableau n° 12.

L'éventail du nombre de femelles fécondées par ces différents types de

mâles « cn » est très large. Il atteint presque les limites extrêmes trouvées pour toutes les autres souches étudiées plus tard, aussi bien les souches marquées par différents gènes, élevées depuis longtemps au laboratoire, que pour les souches sauvages provenant de populations naturelles qui seront présentées dans ce chapitre (tableau n° 15). Puisque ces onze souches « cn » couvrent presque entièrement la gamme des valeurs trouvées pour la vigueur des mâles dans toutes les autres souches, on peut en déduire que le gène « cn » n'intervient très probablement pas dans la détermination de la vigueur des mâles.

Il ne faut pourtant pas conclure trop rapidement. D'autres facteurs pourraient intervenir, par exemple des gènes de stérilité. La comparaison du résultat de croisements par couples avec la mesure de la vigueur des mâles peut donner un renseignement utile sur ce point. 200 à 300 couples ont été étudiés pour chacune des souches « cn ». Dans chaque cas, une femelle vierge de la souche sauvage « Oregon R-C », dont la haute fertilité a été préalablement vérifiée, est restée pendant 11 jours dans un tube de culture avec un mâle « cn ». Après ce délai on a établi la fréquence des femelles fertiles (tableau n° 12). La fréquence complémentaire correspond en principe aux mâles stériles. Il n'est toutefois pas impossible que des mâles particulièrement peu vigoureux ne procèdent à aucun accouplement même pendant ce long délai de onze jours, bien qu'ils ne soient pas génétiquement ou physiologiquement stériles.

TABLEAU N° 12

*Nombre de femelles fécondées par les ♂
de plusieurs souches homozygotes pour « cn ».*

Souches			Nombre de mâles testés	Nombre de femelles fécondées		Couples fertiles en 0/0 ⁽¹⁾
Nos	Année de capture	Provenance		par 1 ♂	en 0/0	
4432	1955	Banyuls	216	1,18	19,68	43,20
5060	1956	Pavia	281	1,55	25,86	66,79
1138	1953	Banyuls	300	2,70	45,00	82,40
218	1951	Bâle	312	2,98	49,63	96,50
Labo	—	—	281	3,22	53,68	98,43
885	1953	Japon	295	4,09	68,13	96,12
4595	1955	Elne	318	4,23	70,44	92,20
1532	1954	Bellet	342	4,29	71,58	92,43
1236	1953	Banyuls	298	4,31	71,75	98,72
5052	1956	Pavia	258	4,40	73,38	91,27
127	1951	Bâle	41	4,61	76,89	94,61

⁽¹⁾ Croisements par couples en tubes, voir l'explication dans le texte.

Pour toutes les souches « cn », en dehors des trois premières souches du tableau n° 12, la fertilité en croisements par couples est élevée. Le nombre de femelles fécondées dans les petites populations composées de six femelles et d'un mâle n'est donc pas déterminé par une éventuelle stérilité des mâles.

Cette expérience donne lieu à une autre constatation. Toutes les souches « cn » du tableau n° 12 ont été constituées en partant d'une seule femelle fécondée, à l'exception de la souche « laboratoire ». Or les trois souches provenant de Banyuls, les deux souches de Pavie et les deux souches de Bâle montrent de grands écarts pour la vigueur des mâles à l'intérieur d'une population. La vigueur des mâles ne semble donc nullement dépendre de l'origine géographique de la souche, puisqu'on trouve dans un lot de souches, capturées au même endroit, des valeurs très différentes pour la vigueur des mâles.

Mais la variation de la vigueur des mâles entre les différentes souches n'est pas régulière et continue. Loin de là. Tout le groupe des souches du n° 885 jusqu'au n° 127, donc la moitié de l'ensemble des souches « cn » atteint des valeurs élevées, entre 68 0/0 et 77 0/0 de femelles fécondées. Le χ^2 de 5,55 indique avec $P > 0,20$ que le nombre de femelles fécondées est homogène pour les souches nos 885, 4595, 1532, 1236 et 5052. Quand on inclut la souche n° 127 l'homogénéité n'est plus assurée. Pour des raisons qui seront mieux exposées plus tard, on peut considérer les six souches « cn », de n° 885 à n° 127 comme représentatives pour la vigueur des mâles qu'on trouve normalement dans une population naturelle.

On peut déduire de cette expérience qu'il est invraisemblable, que le gène « cn » intervienne dans la détermination de la vigueur des mâles. Il faudrait admettre une très forte action de modificateurs ou de l'ensemble du génome pour pouvoir maintenir l'hypothèse de la détermination de la vigueur des mâles par un effet pléiotrope du gène « cn ». Mais puisque la majorité des auteurs attribuent les phénomènes de sélection sexuelle aux gènes marqueurs qu'ils ont utilisé, il est indispensable d'approfondir l'examen du déterminisme génétique de la vigueur des mâles.

B. — Étude des souches « cinnabar » et « vermillon » après croisement avec une souche sauvage ; et après isogénéisation.

a) « Croisement hors du clan ».

En croisant d'une part la souche « v » et d'autre part la souche « cn » avec la souche sauvage « Oregon R-C » et en reconstituant en F_2 des souches homozygotes pour « v » ainsi que des souches homozygotes pour « cn », on doit retrouver dans ces souches reconstituées la vigueur caractéristique des mâles « v » et des mâles « cn », si celle-ci est imputable à ces deux gènes.

Dans ce dessein plusieurs femelles des souches « v » et « cn » ont été croisées avec des mâles de la souche sauvage « Oregon R-C ». A la F_2 ,

obtenue par croisement « frère par sœur » de la F_1 , trois familles ont été constituées pour chacune des deux souches ; en partant pour chaque famille d'un seul couple de Mouches. Ainsi trois nouvelles souches « v » et trois souches « cn » ont été formées. Avec ces souches on a composé de petites populations de six femelles vierges et d'un mâle âgé de 12 heures au maximum, en quatre combinaisons :

femelles « v » et mâle « v »,
 femelles « v » et mâle « cn »,
 femelles « cn » et mâle « v »,
 femelles « cn » et mâle « cn ».

Après 48 heures les femelles étaient isolées dans des tubes de culture, et 11 jours plus tard on a relevé le nombre de femelles fécondées par chacun des mâles. Cette expérience est comparable à celle exposée dans les figures 9 et 10 et devrait donner des résultats très voisins, si la vigueur des mâles était un effet pléiotrope des gènes « cn » et « v ». Le tableau n° 13 contient, en A les résultats des expériences analogues effectuées avec les souches d'origine, et en B, C et D les résultats obtenus avec les trois lignées « v » et les trois lignées « cn », issues du croisement avec la souche sauvage « Oregon R-C ».

Pour chacun des quatre croisements les résultats varient considérablement d'une lignée à l'autre et aussi par rapport à ceux obtenus avec les

TABLEAU N° 13

Nombre de femelles « v » et « cn » fécondées par des mâles « v » et « cn » après croisement avec la souche sauvage « Oregon R-C ».

Exp.	Nombre de mâles	Pourcentage des femelles fécondées				χ^2 (1)	P
		Femelles « cn »		Femelles « v »			
		♂ « cn »	♂ « v »	♂ « cn »	♂ « v »		
A	440	67,88	55,15	84,94	57,12	163,84	< 0,001
B	444	71,66	65,91	76,33	55,25	75,17	< 0,001
C	440	86,81	60,60	70,60	50,30	218,32	< 0,001
D	440	68,78	50,15	63,62	64,54	54,63	< 0,001
$\bar{m}$	1.324	75,78	58,91	70,21	56,72		
χ^2 (2)		67,435	35,207	26,162	28,112		
P		< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001		

(1) Le χ^2 n'est pas calculé sur les pourcentages du tableau, mais sur les nombres de femelles fécondées et non fécondées.

(2) Le χ^2 concernant un type de croisement est calculé pour les expériences B, C et D seulement.

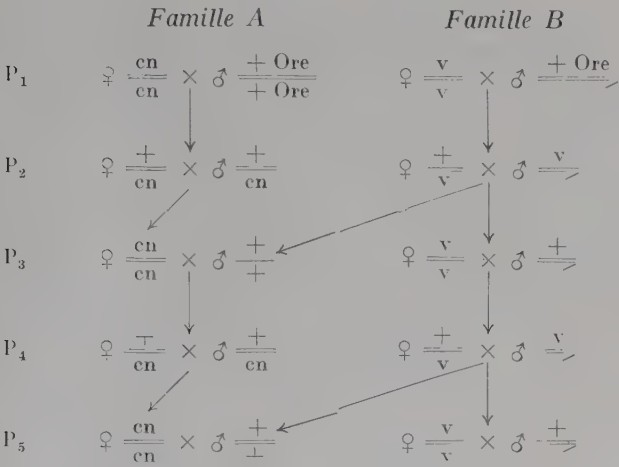
souches originales. Le χ^2 calculé sur les nombres réels de femelles fécondées pour les trois familles, confirme l'hétérogénéité des résultats, P étant toujours plus petit que 0,001. Le χ^2 calculé pour les quatre croisements d'une famille, montre qu'ils sont sans exception hétérogènes. P est plus petit que 0,001 pour B, C et D. Quand on calcule la moyenne pour les trois familles, on voit que les mâles « cn » fécondent plus de femelles que les mâles « v ». Malgré la forte variabilité des résultats obtenus avec les familles B, C et D, l'avantage des mâles « cn » semble persister avec une certaine constance et rappelle l'hypothèse proposée par PETIT (1955). Par contre on ne retrouve pas la réceptivité plus élevée des femelles « v » dans les familles B, C et D.

Les résultats sont cependant trop irréguliers pour que les moyennes soient valables. L'expérience permet d'exclure un effet pléiotrope pour la réceptivité des femelles, mais elle ne mène pas à une conclusion bien assurée sur le déterminisme génétique de la vigueur des mâles. La disparité des résultats indique la présence d'un système complexe. Il pourrait s'agir de plusieurs couples d'allèles, d'influences de modificateurs puissants ou d'un ensemble polygénique. Dans les trois cas on doit s'attendre à des fluctuations importantes d'une famille à l'autre, lors de la reconstitution des souches homozygotes en F_2 , due au hasard de la ségrégation des éléments, qui ne sont pas ou peu liés aux gènes « cn » et « v ».

b) *Isogénéisation.*

Si la vigueur des mâles était déterminée par un système polygénique, comportant de nombreux éléments, on devrait pouvoir égaliser la vigueur des mâles « v » et des mâles « cn » par une isogénéisation prolongée des deux souches. Cette isogénéisation ne pouvait pas être obtenue par croisement direct des deux souches, car les deux phénotypes « v » et « cn » ne se distinguent pas chez les jeunes Mouches. Il fallait procéder à l'homogénéisation des génomes des deux souches en passant par une troisième souche. On a d'abord croisé parallèlement des femelles « cn » et des femelles « v » avec des mâles sauvages « Oregon R-C ». A la deuxième, quatrième, sixième génération, etc., on faisait parallèlement dans chacune des deux familles un croisement frères par sœurs. A la troisième, cinquième, septième génération, etc., on croisait les femelles « cn/cn » avec des mâles sauvages provenant de mères hétérozygotes « +/v » et les femelles « v/v » avec les mêmes mâles sauvages. Le schéma de cette isogénéisation est représenté page suivante.

Cette technique a l'inconvénient d'introduire un nouveau génome ; celui de la souche sauvage. Si elle aboutit malgré cela à une égalisation de la vigueur des mâles « cn », « v » et sauvages, elle permet d'éliminer définitivement l'hypothèse d'un effet pléiotrope des gènes « cn » et « v » et de se faire une idée de l'ordre de grandeur du nombre d'éléments déterminant la vigueur des mâles, selon le nombre de générations qui sont nécessaires pour aboutir à une parfaite égalisation.



Après dix générations d'isogénéisation une expérience analogue à celles décrites dans le tableau n° 13 et les figures 9 et 10 a été entreprise. Comme précédemment six femelles restaient pendant 48 heures en contact avec un mâle et ceci pour les quatre croisements possibles entre les deux souches. Les résultats figurent dans le tableau n° 14 en E. Les chiffres obtenus avec les souches d'origine sont rappelés en A. La réceptivité des femelles est considérablement transformée par l'isogénéisation. Les femelles « cn » sont maintenant plus réceptives que les femelles « v ». Cela confirme que la réceptivité des femelles « v » et « cn » ne dépend pas de ces deux gènes marqueurs.

TABLEAU N° 14

Nombre de femelles « v » et « cn » fécondées par des mâles « v » et « cn » après isogénéisation des deux souches.

Exp.	Nombre de mâles	Pourcentage des femelles fécondées				χ^2 (1)	P
		Femelles « cn »		Femelles « v »			
		♂ « cn »	♂ « v »	♂ « cn »	♂ « v »		
A	440	67,88	55,15	84,94	57,12	163,84	< 0,001
E	1.411	74,55	71,55	66,11	59,87	129,72	< 0,001
F	453	51,96	53,62	54,39	58,84	7,46	> 0,05
G	309	59,48	55,26	57,07	58,59	1,57	< 0,70

(1) Le χ^2 n'est pas calculé sur les pourcentages du tableau, mais sur les nombres de femelles fécondées et non fécondées.

Les mâles « cn » conservent un léger avantage, quand on calcule les moyennes pour les deux types de mâles. Mais la fréquence des femelles « cn », fécondées par les mâles « v » est plus élevée que celle des femelles « v » fécondées par des mâles « cn ». Les fréquences de femelles fécondées dans les quatre types de croisements sont très différentes de celles obtenues dans les expériences précédentes (fig. 9 et 10 et tableau n° 13). On peut donc exclure un effet pléiotrope des deux gènes marqueurs sur la vigueur des mâles.

Puisqu'après dix générations d'isogénéisation les quatre types de croisement donnent encore des fréquences qui sont loin d'être homogènes, il faut admettre que les éléments qui déterminent la vigueur des mâles et la réceptivité des femelles doivent être assez nombreux.

Dans l'espoir d'obtenir une égalisation complète de la vigueur des mâles « cn », « v », et sauvages, on a poursuivi l'isogénéisation. De petites expériences de contrôle renseignent de temps en temps sur le progrès de l'homogénéisation des souches « v », « cn » et sauvage « Oregon R-C » pour la vigueur des mâles. Il a fallu poursuivre l'isogénéisation pendant 39 générations pour aboutir à une égalisation du génome des deux souches. Cette expérience, effectuée avec des Mouches issues de la 39^e génération d'isogénéisation figure dans le tableau n° 14 en F. Les fréquences de femelles fécondées ne diffèrent pas significativement dans les quatre types de croisements ($\chi^2 = 7,46$ et $P > 0,05$).

La vigueur des deux types de mâles d'une part et la réceptivité des deux types de femelles d'autre part ont été ramenées au même niveau. Tout effet pléiotrope des gènes « cn » et « v » sur ces deux caractères physiologiques doit être écarté définitivement.

Ce résultat laisse prévoir, que le croisement entre femelles et mâles sauvages, issus de la même isogénéisation, doit aboutir aux mêmes fréquences de femelles fécondées. L'expérience a été tentée. Les chiffres obtenus figurent dans le tableau n° 14 en G.

A la 40^e génération de l'isogénéisation des souches « v » et « cn » on a extrait une première souche sauvage en partant de femelles et mâles « +/cn » et une autre souche sauvage en partant de femelles « +/v » et de mâles « +/→ ». Tenant compte de l'origine de ces deux souches sauvages, quatre types de croisements ont été effectués, qui figurent dans les colonnes correspondant à l'origine de ces femelles et mâles sauvages. Le test du χ^2 , avec $P < 0,70$ montre que les quatre fréquences de femelles fécondées sont très homogènes.

L'homogénéité des quatre fréquences de femelles fécondées dans les expériences F et G permet de calculer des moyennes, qui sont de 54,96 0/0 de femelles fécondées pour l'expérience F et de 57,65 0/0 de femelles fécondées pour l'expérience G. Les deux moyennes ne diffèrent pas significativement ($P < 0,10$).

Il est intéressant de comparer ces deux moyennes, et notamment la première, plus probante, avec celles obtenues avec les souches originelles avant l'isogénéisation. Il est en effet étonnant de constater que les mâles

« cn », « v » et les mâles sauvages fécondent tous après une longue isogénéisation le même nombre de femelles que les mâles « v » de la souche originale. Il va de soi qu'il ne peut pas s'agir d'une dominance de « v » sur « cn » pour la vigueur des mâles.

Cet alignement sur la valeur sélective des mâles « v » de la souche originelle ne correspond pas à ce qu'on trouve généralement en croisant deux souches qui diffèrent pour un caractère quantitatif à déterminisme polygénique. Ainsi le croisement entre deux souches qui ont des nombres différents d'ovarioles, aboutit en F_1 à un nombre intermédiaire entre ceux des deux souches parentales, qui correspond exactement à la moyenne géométrique, et qui semble se maintenir pendant longtemps dans une population permanente mixte (TEISSIER, 1957). Il semble donc que la vigueur des mâles, ainsi que la réceptivité des femelles ne soient pas des caractères déterminés par un effet additif ou par des interactions d'un certain nombre d'éléments polygéniques spécifiques.

Avant d'esquisser une autre interprétation de tous les faits exposés jusqu'ici, il faudra approfondir l'analyse du déterminisme génétique de la vigueur des mâles.

Dès maintenant il est probable qu'il existe un rapport étroit entre le progrès de l'isogénéisation, qui mène à une consanguinité de plus en plus forte, et la diminution de la vigueur des mâles. Trois expériences différentes qui seront exposées ci-dessous ont été effectuées pour étudier la relation entre le degré d'hétérozygotie des mâles et leur vigueur.

C. — Comparaison de souches de laboratoire et de souches provenant de populations naturelles.

Après avoir établi que la vigueur des mâles de la souche « cn » diminue considérablement au cours d'une longue isogénéisation, qui augmente évidemment le degré de consanguinité de cette souche, il était intéressant de voir s'il existe une relation causale entre les deux faits.

En gros on peut considérer que des souches qui ont été élevées depuis de très longues années, parfois depuis des décades, au laboratoire, ont atteint un degré élevé de consanguinité. Il faut toutefois admettre que même ces souches de laboratoire peuvent maintenir ou acquérir une certaine hétérogénéité, par les mutations spontanées, par contamination accidentelle et par l'utilisation d'un grand nombre de reproducteurs à chaque repiquage. Quand on essaie d'établir dans une souche le plus haut degré possible de consanguinité, en choisissant à chaque génération un seul couple pour la reproduction, on risque l'extinction de la souche au bout d'environ 150 ou 200 générations de croisements endogames. Parfois les souches deviennent stériles beaucoup plus tôt. Dans beaucoup de cas ces pertes de souches sont sans doute imputables à une accumulation de gènes de stérilité ou de létiaux. Il n'est pas exclu que le manque de vigueur des mâles en soit parfois la cause.

D'autre part de nombreuses recherches ont montré ces dernières années que les populations naturelles de *Drosophiles* et d'autres organismes sont assez hétérogènes.

Or s'il est vrai qu'il existe une corrélation entre le degré d'hétérozygotie des mâles et leur vigueur, on devrait trouver une différence entre l'activité de mâles provenant de populations naturelles et celle des mâles de souches de laboratoire.

En utilisant la technique déjà décrite, c'est-à-dire en constituant des populations de six femelles et d'un mâle, la vigueur des mâles d'un premier lot de souches, élevées depuis longtemps au laboratoire, a été mesurée. Il s'agit des souches « vestigial » (vg), « brown » (bw), « forked » (f), « ebony » (e), « Bar » (B), « vermillion » (vA), « white » (w) et de la souche sauvage « Oregon R-C ».

Le deuxième lot comporte des souches qui proviennent de populations naturelles. Elles sont désignées par le gène pour lequel elles sont homozygotes, ou par le lieu de capture pour les souches de phénotype sauvage. Il s'agit des souches « cinnabar 127 », « sepia 532 », « Aloxe-Corton », « Arbois Pasteur », « Barthelasse », « Birskopf 6 », « Carabietta », « Château-neuf b », « Dôle », « Domme », « Forgeneuve », « Hiroshima », « Morey », « Nagasaki », « Nice », « Otanu », « Perpignan » et « Tokyo A ». A l'exception de « cn 127 » et de « se 532 », ces souches ont été constituées au départ par 50 à 100 femelles et mâles capturés dans la nature. Les souches « se 532 » et « cn 127 » découlaient chacune d'une seule femelle hétérozygote respectivement pour « se » et pour « cn ».

Le tableau n° 15 groupe les résultats obtenus pour les deux lots de souches.

Plusieurs de ces souches comportent un assez grand nombre de mâles qui ne fécondent aucune femelle pendant la durée de l'expérience. Il en est ainsi pour « vg », « f », « e » et « Oregon R-C » dans le premier lot et pour « se 532 », « Carabietta » et « Birskopf 6 » dans le deuxième lot. On pourrait penser à des taux élevés de mâles stériles. Il est facile de montrer que ce n'est pas le cas. En laissant un grand nombre de fois un mâle de ces souches avec une femelle de la souche sauvage « Oregon R-C » pendant 12 jours dans un tube de culture, on obtient pour toutes ces souches dans 95 à 99,8 0/0 des cas une descendance. Les classes de mâles qui ne fécondent aucune femelle pendant l'expérience sont donc dues en premier lieu à la faible activité de ces mâles et seulement exceptionnellement à l'existence de mâles stériles. Et il n'est pas exclu que même dans les croisements par couples cette faible activité ne soit responsable, à côté de la stérilité de certaines femelles et de certains mâles, de l'absence de descendants.

Les moyennes du tableau n° 15 représentent donc réellement la vigueur des mâles de ces 26 souches. La moyenne des nombres de femelles fécondées par un mâle est très différente dans les deux lots. Mais la gamme des valeurs sélectives des mâles est étendue dans chacun des deux lots de souches et il y a un large chevauchement des deux groupes.

TABLEAU N° 15

*Nombre de femelles fécondées
par des mâles de souches élevées au laboratoire
et de souches provenant de populations naturelles.*

Souche	Mâles		Femelles			
	Années de capture	Nombre	Nombre total	fécondées		
				nombre	en 0/0	par 1♂
vestigial		352	2.112	201	9,52	0,571
brown		25	150	32	21,33	1,280
forked		267	1.602	381	23,78	1,427
ebony		568	3.408	1.489	43,69	2,621
Oregon R-C		662	3.972	1.775	44,68	2,681
Bar.		81	486	227	46,70	2,802
vermilion		511	3.066	1.866	60,86	3,651
white		230	1.380	988	71,59	4,296
Moyenne		2.696	16.176	6.959	43,02	2,581
sepia 532	1952	302	1.812	513	28,31	1,699
Carabietta	1950	276	1.656	984	59,42	3,565
Birskopf 6.	1952	258	1.548	958	61,89	3,713
Tokyo A	1953	138	828	571	68,96	4,138
cinnabar 127.	1951	626	3.756	2.724	72,52	4,351
Forgeneuve	1958	83	498	393	78,91	4,734
Barthelasse	1955	243	1.458	1.182	81,06	4,864
Otanu	1953	148	888	724	81,53	4,892
Perpignan.	1952	263	1.578	1.313	83,20	4,992
Dôle	1959	82	492	412	83,73	5,024
Nice	1954	50	300	259	86,33	5,180
Arbois Pasteur	1959	80	480	416	86,66	5,200
Nagasaki	1953	139	834	730	87,52	5,252
Châteauneuf b	1955	117	702	617	87,89	5,274
Hiroshima.	1953	143	858	756	88,11	5,287
Aloxe-Corton	1955	259	1.554	1.374	88,41	5,305
Domme	1957	57	342	309	90,35	5,421
Morey	1955	60	360	336	93,33	5,600
Moyenne		3.324	19.944	14.571	73,05	4,383

Il est malgré cela évident que les populations naturelles fournissent dans l'ensemble des mâles beaucoup plus vigoureux que les souches qui vivent depuis longtemps au laboratoire.

On peut penser que les mâles sont soumis dans les populations naturelles à une pression sélective qui agit en faveur de génotypes qui confèrent à leurs porteurs une grande vigueur. Dans les élevages de laboratoire cette pression sélective doit être à peu près inexistante. La densité des

populations dans les bouteilles d'élevage est telle, que même des mâles très peu actifs peuvent encore assurer la reproduction.

A première vue la souche « se 532 » se conforme mal à cette interprétation. Mais d'une part cette souche provient d'une population naturelle extrêmement nombreuse, qui s'était développée dans une cave pendant la période de vinification, qui arrivait sans doute à une consanguinité assez élevée et dans laquelle la sélection était moins rigoureuse. Il est d'autre part raisonnable d'admettre qu'il se produise à chaque génération dans les populations naturelles des Mouches portant un génome défavorable pour leur vigueur. Ces Mouches sont normalement éliminées dans la nature par sélection, tandis qu'au laboratoire leur élevage est facile.

Le hasard des captures a fourni en dehors de la femelle, qui est à l'origine de la souche « se 532 » deux autres femelles à descendants peu vigoureux qui provenaient également d'une cave de vinification à une période d'abondance de la nourriture : « cn 4432 » et « cn 5060 » du tableau n° 12.

D. — Comparaison de mâles hybrides avec les mâles des souches parentales.

La constitution expérimentale de mâles hybrides et la comparaison de leur valeur sélective avec celle des souches parentales pouvait apporter des preuves décisives en faveur de l'hypothèse de la détermination de la vigueur des mâles par le degré d'hétérozygotie.

Trois types de croisements ont été effectués dans ce dessein :

a) Entre deux souches possédant des mâles peu vigoureux : « sepiia 532 » et « forked » ;

b) Entre une souche ayant des mâles vigoureux : « Aloxe-Corton », et une souche à mâles peu vigoureux : « sepiia 532 » ; et enfin

c) Entre deux souches possédant des mâles vigoureux : « Aloxe-Corton » et « Montpellier ».

Dans chacun des trois cas on a étudié les deux hétérozygotes réciproques. La vigueur des mâles a été déterminée comme dans les expériences précédentes par le nombre de femelles fécondées par un mâle pendant 48 heures. Mais en prévision d'une augmentation de la valeur sélective des mâles hétérozygotes, ceux-ci étaient placés chaque fois en présence de dix femelles de la souche sauvage « Aloxe-Corton ». Les chiffres pour les mâles « se » et « f » sont repris du tableau n° 15 et concernent des populations avec six femelles. Les résultats sont consignés dans le tableau n° 16.

Dans une première partie du tableau figurent les fréquences de femelles fécondées par les mâles des souches parentales.

Une deuxième partie du tableau n° 16 donne les fréquences de femelles fécondées par les six types de mâles hybrides. L'accroissement de la vigueur des mâles hétérozygotes issus des deux souches « faibles » est spectaculaire. Les deux hétérozygotes réciproques atteignent d'emblée

la vigueur des mâles « Mo » qui, de toutes les souches étudiées, fécondent le plus grand nombre de femelles. Le croisement entre les deux souches qui comportent les mâles les plus « faibles » donne des mâles équivalents à ceux des souches présentant les mâles les plus forts. On est en présence d'un effet d'hétérosis extrêmement prononcé.

TABLEAU N° 16

*Nombre de femelles fécondées par des mâles hétérozygotes
et par les mâles des souches parentales.*

Exp.	Mâles		Femelles			χ^2	P
	Souche ou hybrides	Nombre	Nombre total	fécondées			
				Nombre	en 0/0		
	forked	267	1.602	381	23,78		
	sepia 532	302	1.812	513	28,31		
	Aloxe (Al)	296	2.960	1.791	60,50		
	Montpellier (Mo)	233	2.330	1.806	77,51		
A	se/f	227	2.270	1.686	74,27	11,135	< 0,001
	f/se	237	2.370	1.859	78,43		
B	Al/se	272	2.720	2.099	77,16	3,351	> 0,05
	se/Al	271	2.710	2.147	79,22		
C	Al/Mo	241	2.410	1.758	72,94	55,341	< 0,001
	Mo/Al	238	2.380	1.950	81,93		
D	vermilion iso	173	1.730	393	22,72		
	cinnabar iso.	173	1.730	302	17,46		
	v/cn iso.	245	2.450	619	25,27		
	cn/v iso.	241	2.410	510	21,16		
E	vermilion	511	3.066	1.866	60,86		
	cinnabar	626	3.756	2.724	72,52		
	cn/v	112	672	621	92,41		
	+ Ore/v	75	450	382	84,88		
	v/+ Ore	75	450	384	85,33		
	+ Ore/cn	147	882	786	89,11		
	cn/+ Ore	150	900	720	80,00		
F (1)	v/vg	30	300	211	70,3		
	vg/v	30	300	222	74,0		
	y/vg	24	240	55	22,9		
	vg/y	25	250	204	81,6		
	v/cn 4.432	30	300	246	82,0		
	cn 4.432/v	30	300	246	82,0		
	st/Tessin	25	250	187	74,8		
	Tessin/st	29	290	235	81,0		
	Gif/Commes	30	300	247	82,3		
	Commes/Gif	30	300	249	83,0		

F ⁽¹⁾ chiffres établis par Mlle BESSON pour son diplôme d'Études Supérieures de Sciences Naturelles.

Il est intéressant de constater que les six types de mâles hybrides ont tous à peu près la même valeur sélective. Tous fécondent entre 73 0/0 et 82 0/0 des femelles, donc environ autant que les mâles « Mo ». Aucune des souches provenant d'une population naturelle, et à plus forte raison aucune souche élevée depuis longtemps au laboratoire, ne dépasse la valeur sélective de ces six types de mâles hétérozygotes. On constate même qu'un des hétérozygotes réciproques se place dans les trois cas à un niveau un peu plus élevé que celui de la souche « Mo ». Cet écart n'est pas significatif pour les mâles « se/Al » et pour les mâles « f/se » ; mais il l'est pour les mâles « Mo/Al ».

Quand on compare entre eux les deux hétérozygotes réciproques, on trouve une différence significative entre les mâles « se/f » et « f/se » ainsi qu'entre les mâles « Mo/Al » et « Al/Mo ». Cela pourrait indiquer une faible action de facteurs cytoplasmiques. Mais la différence entre les deux hétérozygotes réciproques est beaucoup plus petite que celle entre les souches parentales et les hybrides. S'il y a une influence cytoplasmique, celle-ci joue un rôle négligeable.

E. — Causes de l'hétérosis.

Ces expériences permettent de choisir, pour le cas de la vigueur des mâles, parmi les hypothèses qui ont été proposées pour expliquer l'hétérosis.

a) *Élimination de gènes létaux.*

Une éventuelle élimination de l'effet de gènes létaux récessifs par hybridation ne peut pas entrer en jeu dans la détermination de la vigueur des mâles, puisque aussi bien les mâles homozygotes, que les mâles hétérozygotes, ont été croisés avec des femelles d'une autre souche (à l'exception des mâles « Aloxe-Corton »). Leurs descendants F_1 , qui permirent de déceler les femelles fécondées, étaient dans toutes ces expériences (sauf pour les mâles « Al ») des hybrides.

b) *Élimination de gènes de stérilité.*

Des gènes de stérilité par contre, aussi bien chez les femelles que chez les mâles, seraient de première importance dans ces expériences. L'élimination de l'effet de tels gènes récessifs par hybridation augmenterait la fréquence des femelles fertiles. Il était donc indispensable d'exclure d'avance, par le test de croisements par couples, les souches qui comportent une fraction notable de femelles ou de mâles stériles. Le recensement des couples stériles a donné une mesure de la stérilité des mâles, cumulée avec celle des femelles ainsi qu'avec l'effet d'une éventuelle incompa-

tibilité. Les fréquences des couples qui restaient stériles, calculées sur 250 couples par souche, sont les suivantes :

Pour les mâles « se »	3,6 0/0
» « Montpellier »	2,8 »
» « Aloxe-Corton »	2,0 »
» « f »	0,9 »

La fertilité des cinq souches est normale et l'élimination de l'effet de gènes de stérilité par hybridation ne pourrait donc expliquer qu'une fraction très négligeable de l'augmentation spectaculaire de la fréquence des femelles fécondées par les mâles hétérozygotes.

c) *Influence du degré d'hétérozygotie pour les polygènes.*

Comme nous le verrons dans le chapitre IV, les faits s'accordent par contre bien en interprétant ce cas d'hétérosis par la nature génétique des mâles en ce qui concerne leur degré d'hétérozygotie.

Il y avait intérêt à tenter encore une autre expérience, pour vérifier la valeur de cette interprétation de l'hétérosis des mâles hétérozygotes.

Si l'augmentation de la vigueur des mâles, issus du croisement des souches « f » et « se », est exclusivement une conséquence de l'hétérozygotie accrue pour les systèmes polygéniques, le croisement de deux souches différentes ne doit pas produire un effet d'hétérosis, si les deux souches ont été préalablement isogénéisées pour leurs systèmes polygéniques.

Cette expérience a été réalisée avec les souches « cn » et « v » qui avaient déjà été isogénéisées pendant 40 générations pour étudier l'influence des gènes « cn » et « v » sur la vigueur des mâles (voir tableau n° 14). Après les expériences F et G du tableau n° 14 l'isogénéisation des deux souches a été poursuivie. A la 58^e génération on a mesuré la vigueur des mâles « cn » et des mâles « v » isogénéisés, ainsi que la vigueur des mâles hétérozygotes, issus des croisements réciproques entre ces deux souches isogénéisées. La technique de l'expérience est exactement la même que celle utilisée pour les mâles hétérozygotes des croisements « se » avec « f », « Al » avec « se », etc. Les résultats sont consignés dans le tableau n° 16 en D. On voit que les mâles « v » et les mâles « cn » isogénéisés ont une très faible vigueur. Il est intéressant de constater que dans ce cas-là le croisement des deux souches ne produit pratiquement aucun effet d'hétérosis. Le test du χ^2 montre que la différence n'est pas significative entre le nombre de femelles fécondées par les mâles « v » isogénéisés et les mâles hétérozygotes issus du croisement « cn » avec « v », tandis qu'elle est significative, si on considère les quatre types de mâles de l'expérience D. Mais il est évident que l'augmentation de la vigueur des mâles par croisement de deux souches est insignifiante, si les deux souches ont été isogénéisées au préalable.

Ce résultat est encore plus frappant, quand on le compare avec les trois premiers résultats de l'expérience E du tableau n° 16. Les mâles des

souches « v » et « cn » d'origine, non isogénéisées, conservées à côté des souches isogénéisées, fécondent en moyenne 60,86 0/0 et 72,52 0/0 de femelles, quand on applique la même technique que pour les expériences A, B, C et D du tableau n° 16. Les mâles hétérozygotes, issus du croisement des souches « v » et « cn » non isogénéisées manifestent une augmentation notable de la vigueur des mâles, bien que les mâles des souches d'origine soient déjà assez vigoureux.

Notons en passant, que quelques autres croisements qui figurent dans le tableau n° 16 en E, ainsi que ceux effectués par la suite par Mlle BESSON et qui se trouvent dans le même tableau sous F, produisent des mâles hétérozygotes très vigoureux qui fécondent tous entre 72 0/0 et 92 0/0 des femelles.

d) Durée de l'hétérosis pour la vigueur des mâles.

S'il est vrai que l'augmentation de la valeur sélective des mâles obtenus par le croisement des souches « f » et « se » est déterminée par l'hétérozygotie pour des systèmes polygéniques, il doit être possible de maintenir cet effet d'hétérosis pendant de longues générations. Il suffit de choisir un mode de repiquage qui maintient autant que possible l'hétérogénéité acquise par le croisement de deux souches.

Une longue série d'expériences a été effectuée pour vérifier cette supposition.

Des femelles de la souche « f » ont été croisées avec des mâles de la souche « se 532 », souches déjà utilisées dans les expériences précédentes (tableau n° 16). A partir de la F_1 on a maintenu une population hétérogène en huit bouteilles, en repiquant sans aucun choix à chaque génération et pour chaque bouteille entre 200 et 500 Mouches. Au début la vigueur des mâles a été mesurée à chaque génération, plus tard avec des intervalles plus grands. Comme dans les expériences précédentes, on a placé chaque mâle pendant 48 heures en présence de dix femelles de la souche « Aloxe-Corton ». Cette souche étant également maintenue par repiquage massif.

Les résultats sont rassemblés dans le tableau n° 17. A la première génération les mâles étaient tous phénotypiquement « f ». A partir de la deuxième génération la vigueur a été évaluée pour chacun des quatre phénotypes de mâles : « sauvage », « f », « se » ainsi que « f » et « se ».

Dans une expérience précédente (voir tableau n° 16) les mâles « f » provenant du croisement de femelles « f » avec des mâles « se » avaient fécondé 78,43 0/0 des femelles. Dans cette nouvelle expérience les mâles « f », obtenus par le même croisement, fécondaient 79,6 0/0 des femelles. La légère différence n'est pas significative. Il est remarquable que les résultats soient reproductibles avec une telle précision bien que les deux mesures de la vigueur des mâles « f » hétérogènes soient séparées par un intervalle de 270 jours.

TABLEAU N° 17

Maintien d'un effet d'hétérosis pour la vigueur des mâles pendant 60 générations.

Date	Génération	Nombre de ♂	Pourcentage des ♀ fécondées par les mâles					χ^2 (1)	P
			« + »	« f »	« se »	« f » et « se »	Moyennes		
	P	569		23,78		28,31			
12- 5-1958	F ₁	98		79,59			79,59		
27- 5-1958	F ₂	200	70,20	67,40	73,20	71,60	70,05	3,152	> 0,20
9- 6-1958	F ₃	213		65,86	67,00	66,15	64,90	7,231	> 0,02
23- 6-1958	F ₄	162	65,00	67,54	70,00	63,33	66,35	3,448	< 0,20
8- 7-1958	F ₅	200	64,40	68,40	65,00	64,20	65,50	2,558	< 0,30
22- 7-1958	F ₆	184	58,60	59,40	57,10	61,95	59,34	2,205	> 0,30
15- 9-1958	F ₉	196	65,00	64,60	61,45	55,60	61,63	11,866	< 0,01
12-11-1958	F ₁₃	176	62,54	62,17	68,43	66,07	64,71	5,659	> 0,05
13- 2-1959	F ₁₉	226	53,10	50,68	58,35	46,11	54,07	12,146	> 0,001
11- 5-1959	F ₂₅	229	74,71	68,87	78,33	70,00	73,97	17,851	< 0,001
16- 7-1959	F ₂₉	71	67,18	—	—	—	67,18		
26-10-1959	F ₃₅	200	57,70	—	58,80	—	58,25	0,248	> 0,80
21- 3-1960	F ₄₅	149	67,46	—	70,27	—	68,85	1,336	> 0,20
18- 7-1960	F ₅₃	136	56,96	—	63,43	—	61,47	5,945	< 0,02
7-11-1960	F ₆₀	139	67,80	—	68,63	—	68,20	0,105	> 0,70

(1) Les χ^2 ne sont pas calculés sur les pourcentages du tableau, mais sur les fréquences des femelles fécondées et des femelles non fécondées.

Quand on compare à l'intérieur de chaque génération la valeur sélective des quatre types de mâles par un test du χ^2 , on constate que les phénotypes n'ont aucune influence sur la vigueur des mâles. L'homogénéité des fréquences de femelles fécondées par les quatre types de mâles à l'intérieur d'une génération est en effet presque sans exception très bien assurée.

La comparaison des valeurs sélectives des mâles d'une génération à l'autre révèle tout d'abord un décalage entre la première et la deuxième génération, qui pourrait s'expliquer par une action supplémentaire d'une pseudohétérosis en F₁ (DOBZHANSKY, 1952).

A partir de la F₂ la valeur sélective des mâles varie plus ou moins d'une génération à l'autre, mais elle atteint jusqu'à la 60^e génération des niveaux voisins de celui de la 2^e génération. Les fluctuations peuvent être dues au hasard des prélèvements des Mouches qui servaient aux repiquages pour les expériences où à des changements des conditions expérimentales qui échappent au contrôle. Ces fluctuations restent d'ailleurs faibles par rapport à la différence de la valeur sélective des mâles des souches parentales et des mâles hybrides. Il est remarquable que le regain de vigueur des mâles, acquis par une seule hybridation des deux souches « faibles »,

« se » et « f », persiste pendant au moins 60 générations à peu près au même niveau.

A partir de la vingt-neuvième génération le gène « f » ne se trouvait plus dans les huit bouteilles qui contiennent la population des hybrides. Il est intéressant de constater d'une part l'élimination des phénotypes « f » et « f » et « se » par sélection naturelle, imputable à la concurrence larvaire, et, d'autre part le maintien de la valeur sélective des mâles « f » et des mâles « f » et « se » au même niveau que les mâles sauvages et les mâles « se » jusqu'au moment de la disparition des premiers.

L'expérience montre bien l'importance de certains oligogènes dans la sélection, qui est connue depuis les travaux classiques de TEISSIER et de L'HÉRITIER (1933 à 1958). Elle fournit en même temps un argument supplémentaire pour l'absence de toute influence pléiotropique de ces oligogènes sur la vigueur des mâles.

A la suite de ces expériences, Mlle BESSON (1960) a étudié l'évolution de la vigueur de mâles hybrides issus d'un seul croisement des souches « vg » et « vA », mais entretenus d'une part dans une population nombreuse, maintenue en cage à population, d'autre part dans une lignée à reproduction strictement consanguine à raison d'un couple par génération. Dans la cage à population les mâles sauvages et les mâles « vA » conservent pendant dix générations la même vigueur et fécondent en moyenne 72,3 0/0 des femelles. Dans la lignée consanguine par contre, la vigueur des mâles baisse rapidement.

Dès la F_6 les mâles ne fécondent plus que 46,3 0/0 des femelles.

Dans une expérience analogue, effectuée avec des mâles hybrides obtenus par croisement des souches « Montpellier » et « Aloxe-Corton », déjà utilisées pour les expériences du tableau n° 16, elle trouve également un maintien de la vigueur des mâles au même niveau, pendant neuf générations en cage à population (79,4 0/0 des femelles fécondées), et une baisse rapide de la vigueur en lignée consanguine (47,0 0/0 des femelles fécondées à la F_9).

Ces expériences témoignent en faveur de l'hypothèse de la détermination de la vigueur des mâles par leur degré d'hétérozygotie, qui sera développée dans le chapitre suivant.

CHAPITRE IV

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La théorie de la sélection sexuelle de DARWIN a suscité d'après discussions et de nombreux travaux expérimentaux. Ceux-ci ont souvent abouti à des hypothèses contradictoires.

Avant d'essayer de dégager une nouvelle hypothèse sur le rôle de la sélection sexuelle intraspécifique dans l'évolution des organismes, il est

indispensable de faire le point de nos connaissances actuelles sur les facteurs en jeu.

Ce travail ne concerne pas l'isolement reproductif entre espèces, sous-espèces ou races géographiques. L'importance de ce mécanisme d'isolement pour le maintien des espèces n'est plus à démontrer.

Mais on peut se demander s'il existe également un isolement sexuel à l'intérieur d'une espèce et d'une population, qui mènerait à la séparation de deux formes d'une espèce et finalement à la création de nouvelles espèces.

Si les croisements dans une population mendélienne ne se faisaient pas au hasard, il y aurait lieu d'admettre une sélection sexuelle intra-spécifique et, si l'on constatait des croisements préférentiels homogames, on pourrait considérer cet isolement sexuel comme un facteur de spéciation.

A. — Panmixie.

La découverte des premiers mutants de *D. melanogaster* dans le laboratoire de MORGAN offrait un matériel de choix pour l'étude expérimentale de cette question. De nombreux auteurs, déjà mentionnés dans l'introduction, ont trouvé que les populations mendéliennes ne sont pas panmictiques.

Les expériences présentées dans la première partie de ce travail révèlent également l'existence d'écarts importants à la panmixie. Il faut des conditions particulières, comme elles sont réalisées dans les populations nos 22 à 26 du tableau n° 2, pour obtenir malgré la différence de la vigueur des deux types de mâles des résultats apparemment panmictiques.

Mais à part ces cas particuliers les croisements ne se font pas au hasard dans une population mendélienne. Les répercussions de cette constatation sur la génétique des populations sont évidentes. Même dans d'autres branches de la génétique, il faut parfois tenir compte des écarts à la panmixie, puisqu'ils se manifestent aussi dans le cas de croisements par couples par des fréquences inégales de femelles fécondées.

Les auteurs cités sont d'accord sur l'absence de panmixie dans les populations mendéliennes, mais ils proposent des interprétations contradictoires de ce fait. Nous discuterons dans les prochains sous-chapitres les différentes causes possibles de la non-panmixie.

B. — Avantage des mâles sauvages.

Quand on met dans une population expérimentale des mâles sauvages en compétition avec des mâles mutants, les premiers ont presque toujours un avantage sélectif (LUTZ, 1911 ; STURTEVANT, 1915 ; SPETT, 1931 ; DIEDERICH, 1941 ; BATEMAN, 1948 ; MERRELL, 1949 *a* et *b*, 1953 ; MAYR, 1950 ; REED et REED, 1950 ; PETIT, 1951, 1954, 1959 ; BASTOCK et MANNING, 1955 ; MORPURGO et NICOLETTI, 1956). Certains auteurs en

déduisent que les mâles sauvages ont d'une manière générale un avantage sur les mâles mutants dans la compétition sexuelle. Ils pensent que cela ne peut pas en être autrement, puisque le type sauvage est le produit de la sélection naturelle, qui présente par définition le plus grand nombre d'avantages sélectifs.

Mais plusieurs expériences présentées dans la première partie indiquent que cette généralisation n'est pas justifiée.

1° Les populations nos 14 à 31 du tableau n° 2 révèlent indiscutablement un avantage sélectif des mâles mutants « v » sur les mâles sauvages « Oregon R-C ».

2° L'isogénéisation des trois souches « v », « cn » et sauvage « Oregon R-C » ramène la vigueur des mâles de ces trois souches exactement au même niveau (tableau n° 14). Dans ce cas, les mâles sauvages n'ont aucun avantage sur les mâles mutants.

3° La comparaison des mâles de phénotype sauvage avec les mâles de phénotype « f » ou « se » ou encore « f » et « se », prouve que ces quatre types de mâles ont la même vigueur (tableau n° 17). Là aussi on ne trouve aucun avantage du phénotype sauvage, même pas sur les mâles homozygotes pour les deux caractères mutants « f » et « se ».

4° La comparaison de la vigueur des mâles de souches élevées depuis longtemps au laboratoire avec celle des mâles de souches fraîchement constituées montre que les mâles mutants de la souche « cn 127 » ont une valeur sélective très supérieure à celle des mâles sauvages de la souche « Oregon R-C ».

Toutes ces expériences prouvent que ce ne peut pas être le phénotype sauvage lui-même qui confère à ses porteurs, d'une manière générale, un avantage sur les mâles de phénotype mutant. En anticipant sur la suite de la discussion, il est facile de comprendre la raison pour laquelle les mâles sauvages ont souvent, mais pas toujours, un avantage sélectif sur les mâles mutants. Les souches mutantes utilisées dans les laboratoires ont presque toujours été constituées en partant d'un seul couple de Mouches, les souches sauvages en partant d'un lot de Mouches. En plus, il se trouve que les souches mutantes sont souvent mieux surveillées dans les laboratoires et moins soumises à des contaminations incontrôlables par des Mouches sauvages venant de l'extérieur. Les souches sauvages qui se trouvent dans les laboratoires sont donc vraisemblablement presque toujours plus hétérogènes que les souches mutantes. Or nous verrons plus tard que la vigueur des mâles est déterminée par leur hétérozygotie.

C. — Homogamie.

Dans l'introduction nous avons déjà mentionné les beaux travaux des écoles de DOBZHANSKY et de PATTERSON, qui ont établi avec certitude des tendances plus ou moins fortes d'homogamie dans des croisements interspécifiques.

La plupart des travaux sur la sélection sexuelle intraspécifique ont été faits avec l'espoir de trouver un début d'isolement sexuel à l'intérieur d'une espèce. Il n'est pas étonnant que plusieurs auteurs, qui trouvaient un excédent de croisements entre femelles et mâles du même phénotype dans des populations qui offrent un choix aux femelles ou aux mâles, aient conclu à la présence d'une homogamie.

La composition d'une population expérimentale est nécessairement très simple. Dans ces conditions, le hasard du choix des souches peut assez facilement mettre en présence par exemple un type de femelles et deux types de mâles, dont le plus actif est du même phénotype que les femelles. Il en résultera un excédent de croisements homogames sans qu'un choix des partenaires intervienne. Dans une population naturelle de composition complexe il y a de fortes chances pour que les mâles les plus actifs fécondent la grande majorité de toutes les femelles. Dans ces conditions un excédent de croisements homogames ne pourrait se réaliser que sous l'influence d'un choix effectif de femelles ou des mâles pour des partenaires du même phénotype.

Les travaux mentionnés antérieurement ne présentent aucun cas très sûrement établi d'une véritable homogamie dans des croisements intraspécifiques. On ne peut pas pour autant exclure définitivement la possibilité d'un isolement sexuel intraspécifique, puisque le nombre de mutants étudiés est assez restreint. Mais il semble difficile d'imaginer l'établissement d'un isolement sexuel intraspécifique et la formation d'une nouvelle espèce par ce moyen. Pour qu'il se produise il faudrait sans doute qu'une mutation affecte en même temps le comportement des femelles et des mâles, pour créer une tendance à des croisements préférentiels entre des partenaires portant ce mutant. Il faudrait en plus que les Mouches mutantes aient une valeur sélective au moins égale à celle du type « sauvage » de l'espèce, pour ne pas être éliminées par la sélection naturelle. Il faudrait surtout que les hétérozygotes n'aient pas un avantage sélectif sur les homozygotes mutants, ni dans la compétition sexuelle des mâles, ni dans la sélection naturelle pour la survie des larves et des Mouches. La probabilité de telles coïncidences ne peut pas être déclarée nulle, mais elle ne peut être qu'extrêmement faible.

D. — Choix des partenaires.

Le choix des partenaires est un critère important pour l'hypothèse de l'homogamie. De nombreuses études de populations composées de deux types de femelles et d'un type de mâles, de croisements par couples et des observations directes du comportement des femelles et des mâles ont prouvé l'efficacité des barrières d'isolement sexuel entre espèces, basées sur des différences de la parade nuptiale concernant des stimuli olfactifs, visuels ou tactiles. Il ne semble d'ailleurs pas que ce soit par un vrai choix de partenaires dans le sens commun du mot, que les croi-

sements entre différentes espèces soient évités. C'est plutôt l'absence de réponses adéquates dans la parade nuptiale qui empêche les croisements interspécifiques. La question souvent discutée de savoir si le choix est exercé par les femelles ou par les mâles, est donc mal posée, même dans le cas des croisements interspécifiques. La distinction peut sembler trop subtile, mais elle a son importance pour la comparaison des sélections sexuelles intraspécifique et interspécifique et pour la compréhension du rôle de l'isolement sexuel dans l'évolution. On comprend en effet aisément, que deux populations d'une même espèce, qui sont isolées géographiquement, puissent accumuler, sous l'influence de la sélection naturelle, petit à petit par adaptation sélective mutuelle et successive des femelles et des mâles à l'intérieur de chacune des populations, des différences qui affectent l'odeur, la saveur des téguments et des sécrétions, la couleur, le type de mouvements de la « danse nuptiale », des vibrations des ailes, etc. Aucun de ces petits pas évolutifs n'entraîne un isolement sexuel à l'intérieur d'une population, qui mènerait à exclusion de la reproduction les individus affectés. On n'est pas forcé d'imaginer l'hypothèse invraisemblable d'une mutation de grande envergure, affectant en même temps des femelles et des mâles et aboutissant à leur isolement sexuel dans la population. Il est plausible par contre que deux populations isolées géographiquement ou écologiquement d'une même espèce évoluent dans des directions différentes pour leur comportement sexuel, d'autant plus que celui-ci dépend moins des conditions du milieu que les autres caractères. Quand de telles populations entrent de nouveau en contact par extension de leurs aires de répartition, les parades nuptiales sont devenues inadéquates entre les deux populations, l'isolement sexuel est établi, la formation de deux espèces accomplie. L'isolement sexuel est dans ce cas une conséquence de la spéciation, non pas sa cause.

Sans doute par analogie à l'isolement sexuel interspécifique, des auteurs comme BATEMAN, 1948 ; MERRELL, 1949 *a* et 1953 ; MAYR, 1950 ; REED et REED, 1950 ; PETIT, 1951 et 1959 et TEBB et THODAY, 1956, affirment que les femelles exercent un choix entre différents types de mâles dans les croisements intraspécifiques.

Il nous semble pourtant que les résultats de ces auteurs apportent plutôt des arguments en faveur de l'interprétation des écarts à la panmixie par des différences de l'activité sexuelle des mâles.

Une remarque méthodologique et technique s'impose ici. Il nous semble imprudent de vouloir tirer une conclusion sur un choix éventuel des partenaires, si un seul type de population a été analysé. Si par exemple dans une population composée de deux types de femelles et d'un seul type de mâles ces derniers fécondent plus de femelles du type A, que du type B, cela peut signifier que ces mâles choisissent de préférence les femelles A, ou bien que les femelles A ont plus de propension pour ces mâles que les femelles B, ou bien que les femelles A résistent moins efficacement aux attaques des mâles. Pour pouvoir trancher raisonnablement entre ces hypothèses, il faut effectuer plusieurs types d'expériences.

Il faut constituer des populations réciproques, de préférence avec un type de femelles et deux types de mâles ; analyser des croisements par couples et observer directement le comportement des Mouches. Les conclusions tirées d'un seul type de population ne sont guère probantes.

Plusieurs expériences présentées dans la première partie de ce travail fournissent des arguments décisifs qui nous incitent à rejeter l'hypothèse du choix des partenaires dans les croisements intraspécifiques.

Ce sont d'abord les populations expérimentales n^{os} 1 à 13 du tableau n^o 1 et les expériences du tableau n^o 11 qui prouvent que l'avantage sélectif des mâles « cn » sur les mâles « v » est indépendant du type de femelles qui se trouve dans la population. Si cet avantage était imputable aux choix des femelles parmi les deux types de mâles, il faudrait admettre que les huit types de femelles aient la même préférence pour les mâles « cn », ce qui est invraisemblable. Si on soumet les deux souches « cn » et « v » à une longue série de croisements réciproques (tableau n^o 14), les femelles ne manifestent plus du tout de « préférence » pour les mâles « cn », qui ont pourtant conservé leur phénotype. Quand on croise les souches « f » et « se » entre elles, la valeur sélective des mâles de ces deux souches augmente très considérablement, et la valeur sélective des quatre types de mâles qui sortent de ce croisement en F_2 est exactement la même (tableaux n^{os} 16 et 17), ce qui serait étonnant, si les femelles choisissaient parmi leurs partenaires.

On peut citer enfin l'observation directe du comportement des mâles, montrant que l'avantage sélectif des mâles « cn » est une conséquence de leur parade nuptiale intense (fig. 5 à 8 et tableau n^o 9).

Tous ces résultats trouvent une interprétation cohérente, si on admet comme cause des écarts à la panmixie des différences entre souches pour la réceptivité des femelles et pour l'activité sexuelle des mâles (STURTEVANT, 1915 ; MILLER, 1950 ; SPIETH, 1950 ; BÖSIGER, 1951 ; SMITH, 1956).

Certes on pourrait remettre en place la thèse du choix des femelles en postulant que les femelles « choisissent » toujours les mâles les plus actifs. Mais c'est un sophisme qui vide le mot « choix » de son sens. Et l'observation du comportement des femelles « v » et des femelles « cn » en présence de mâles « cn » ou de mâles « v » ne révèle aucune différence de l'attitude des femelles devant ces deux types de mâles. Les mâles « cn » sont repoussés par les femelles avec la même vigueur que les mâles « v ». Si les mâles « cn » réalisent un plus grand nombre d'accouplements, ils le doivent à la persistance, avec laquelle ils recommencent la parade nuptiale, malgré la résistance des femelles. Même l'argument peu convaincant, que les femelles choisissent toujours les mâles les plus vigoureux, doit donc être abandonné, dans les cas présentés ici. Le nombre assez restreint de souches étudiées ne permet évidemment pas d'exclure d'une manière générale toute possibilité de choix des femelles dans les croisements intraspécifiques. Mais aucune démonstration probante n'en a été faite jusqu'à ce jour.

E. — Déterminisme génétique de la vigueur des mâles.

La réceptivité des femelles et la vigueur des mâles étant les principaux facteurs de la sélection sexuelle intraspécifique, l'étude de leur déterminisme génétique s'imposait. En fait cette analyse a été effectuée pour la vigueur des mâles seulement, mais il est assez probable qu'il y ait une analogie entre le déterminisme des deux facteurs.

Il semble normal de penser d'abord à un effet pléiotrope des gènes marqueurs utilisés. Mais l'isogénéisation des souches « cn » et « v » ramène la vigueur de ces deux types de mâles exactement au même niveau et permet donc d'éliminer tout effet pléiotrope des deux gènes (tableau n° 14). De même le croisement entre les souches « f » et « se » a montré que les quatre types de mâles obtenus en F_2 par ségrégation, c'est-à-dire les mâles sauvages, « f », « se » ainsi que les doubles récessifs « f » et « se » ont exactement la même vigueur. Là aussi on peut exclure tout effet pléiotrope des gènes « f » et « se » (tableau n° 17).

Certes, il serait imprudent de généraliser le résultat obtenu avec ces quatre gènes marqueurs. Il est même assez probable que certains caractères comme « vg », « Curly », « Dichaete », « miniature » et d'autres qui peuvent empêcher le déroulement normal de la parade nuptiale du mâle, abaissent la valeur sélective de leurs porteurs dans la compétition sexuelle. Les mâles « y » manifestent presque toujours un désavantage par rapport aux mâles sauvages ou par rapport à d'autres types de mâles (STURTEVANT, 1915 ; SPETT, 1931 ; DIEDERICH, 1941 ; RENDEL, 1945 ; TAN, 1946 ; MAYR, 1950 ; BASTOCK et MANNING, 1955 ; BASTOCK, 1956 ; BESSON, 1960).

Quand on croise des femelles « vg » avec des mâles « y », les mâles hétérozygotes de la F_1 , phénotypiquement sauvages, manifestent une très forte augmentation de leur activité sexuelle, tandis que les mâles hétérozygotes issus du croisement réciproque, qui portent le phénotype « y », ont une faible activité sexuelle (BESSON, 1960). Cela met en évidence un effet pléiotrope considérable du gène « y » sur la valeur sélective des mâles dans la compétition sexuelle.

Le gène « vg », c'est-à-dire la forte réduction des ailes qu'il produit, abaisse également le succès des mâles dans la sélection sexuelle.

Quand on croise des femelles « vg » avec des mâles « vA », on constate que les mâles de la F_2 , qui ont le phénotype « vg » ou « vg » et « vA » sont peu vigoureux malgré l'hétérogénéité de leurs systèmes polygéniques, tandis que les mâles « vA » et les mâles sauvages issus du même croisement manifestent une forte hétérosis (BESSON, 1960).

En dehors de ces cas, et pour les souches déjà étudiées, la valeur sélective des mâles n'est pas déterminée par des gènes majeurs, mais par des systèmes polygéniques. Le croisement des souches « v » et « cn » avec la souche sauvage « Oregon R-C » (tableau n° 13) et surtout le résultat de l'isogénéisation des souches « v » et « cn », qui mène très lentement à une

égalité complète de la vigueur des deux types de mâles (tableau n° 14) indiquent la nature polygénique de ce caractère. Ces expériences permettent d'affirmer qu'un petit nombre de générations d'isogénéisation ne suffit certainement pas pour rendre deux souches homogènes pour leurs systèmes polygéniques. Les auteurs qui ont cru pouvoir conclure après cinq à dix générations d'isogénéisation à un effet pléiotrope de certains gènes majeurs sur la valeur sélective ont été imprudents dans leurs conclusions.

Une analyse plus poussée du déterminisme génétique de la vigueur des mâles a fait ressortir que celle-ci ne dépend pas d'un nombre d'éléments polygéniques spécifiques avec effet additif qui se trouvent dans une souche, mais du degré d'hétérozygotie des mâles pour ces systèmes polygéniques. Plusieurs expériences mènent indirectement ou directement à cette hypothèse.

Quand on compare la vigueur des mâles de souches qui se trouvent depuis longtemps en élevage au laboratoire avec la vigueur des mâles de souches qui découlent de Mouches récemment capturées dans des populations naturelles, on constate en moyenne un net avantage de ces derniers (tableau n° 15). Or il est très probable que les Mouches provenant de populations naturelles soient beaucoup plus hétérogènes que celles élevées en petites populations au laboratoire. Mais l'avantage des mâles provenant de populations naturelles pourrait aussi être imputable à une sélection qui élimine les mâles peu vigoureux. Et cette sélection, absente dans les populations de laboratoire, pourrait maintenir dans la nature la prépondérance de polygènes responsables, par effet additif, d'une grande vigueur des mâles.

Trois autres expériences permettent pourtant de rejeter cette hypothèse. Premièrement : on constate que la vigueur des mâles « cn » baisse considérablement au cours de quarante générations de croisements frères par sœurs (tableau n° 14). Deuxièmement : on trouve que le croisement des souches « se » et « f » dont les mâles sont très peu actifs, produit des mâles hétérozygotes très actifs (tableau n° 16). Si la vigueur des mâles était déterminée par un système polygénique spécifique, cela signifierait qu'une sélection involontaire aurait éliminé systématiquement dans les croisements frères par sœurs de la première expérience les polygènes déterminant positivement la vigueur des mâles. Dans le deuxième cas, le croisement des deux souches « se » et « f » aurait par hasard produit à deux reprises la même combinaison très favorable de polygènes dominants pour la vigueur des mâles (tableaux nos 16 et 17). Troisièmement : quand on croise d'une part les souches « Aloxe-Corton » et « se » et d'autre part les souches « Montpellier » et « Aloxe-Corton », les mâles hétérozygotes issus de ces deux croisements ont la même vigueur que les mâles hétérozygotes nés du croisement des souches « se » et « f » (tableau n° 16). Si la vigueur des mâles était déterminée par des polygènes spécifiques à effet additif, il faudrait donc supposer que le hasard a produit dans les trois cas la même combinaison, ce qui est quand même peu probable.

A cela s'ajoute l'observation que les mâles de plusieurs souches sauvages provenant de populations naturelles (tableau n° 15) atteignent la même vigueur que ces mâles hétérozygotes. Ces faits sont très différents de ceux qu'on observe en étudiant des caractères quantitatifs comme le nombre de tubes ovariens ou le nombre de soies abdominales.

Étant donné que le mode de déterminisme génétique de la vigueur des mâles semble insolite, il était souhaitable de consolider notre hypothèse. Deux expériences supplémentaires ont été tentées dans ce but.

Si la vigueur des mâles est réellement déterminée par le degré d'hétérozygotie, et non par des polygènes spécifiques, elle doit rester à peu près au même niveau dans une souche donnée, si on prend soin de maintenir l'hétérogénéité de la souche. C'est bien ce qu'on constate dans la série d'expériences du tableau n° 17. La vigueur élevée des mâles, obtenue par hétérosis, se maintient dans cette expérience à partir de la deuxième génération pendant 60 générations au même niveau. Puisqu'aucune sélection artificielle n'a été effectuée, et puisque des mâles peu vigoureux assurent bien la reproduction dans une culture de laboratoire, de sorte qu'il n'y a guère de sélection naturelle pour le maintien d'un nombre élevé de polygènes déterminant une grande vigueur, on devrait s'attendre à des fluctuations importantes de la vigueur des mâles au cours des générations. La stabilité du niveau de la vigueur des mâles semble donc bien être imputable au maintien de l'hétérozygotie de la souche.

Quand on procède par contre à des croisements strictement consanguins, la vigueur des mâles baisse lentement (tableau n° 14).

Une autre expérience complémentaire a fourni un argument décisif pour notre hypothèse. Quand on égalise le génome des deux souches « cn » et « v » par une longue isogénéisation, le croisement des deux souches ne donne pas le moindre effet d'hétérosis. Les mâles hétérozygotes ont exactement la même vigueur que les mâles des souches parentales, tandis que le croisement des souches « cn » et « v » non isogénéisées produit une forte augmentation de la vigueur des mâles par hétérosis (tableau n° 16).

Ces expériences apportent des arguments valables pour l'hypothèse de la détermination de la vigueur des mâles par le degré d'hétérozygotie pour les systèmes polygéniques.

Ce n'est ni un effet pléiotrope de gènes majeurs, ni l'effet additif du nombre d'allèles positifs de polygènes, mais l'interaction de polygènes à l'état hétérozygote, la présence d'un « pool » suffisamment important d'éléments polygéniques, qui détermine une grande vigueur à l'instar de ce que ROBERTSON (1954) trouve pour la ponte et la longueur des ailes. La comparaison des six types de mâles hétérozygotes du tableau n° 16 ainsi que des souches du tableau n° 15 montre que le seuil optimal de la vigueur des mâles semble être assez vite atteint et qu'il ne faille pas des degrés d'hétérogénéité très poussés pour obtenir une souche vigoureuse. Ce résultat a probablement une portée qui dépasse le domaine de la sélection sexuelle. Plusieurs observations faites accidentellement ont

montré que les souches hétérogènes, comme « Aloxe-Corton », « cn 127 » et les hétérozygotes issus du croisement des souches « f » et « se », sont d'une manière générale plus vigoureuses que des souches hautement consanguines. Les souches hétérogènes se développent à peu près normalement sur un milieu de mauvaise fabrication, sur lequel la souche « vA » ne se développe pas, elles sont plus résistantes à des températures élevées, aux moisissures et aux bactéries et utilisent mieux un milieu presque épuisé. L'HÉRITIER (1937) trouve que les hybrides F_1 entre différentes souches de *D. melanogaster* résistent plus ou tout au moins autant contre une intoxication arsenicale que le parent le plus vigoureux. Il semble donc, bien que ces faits n'aient pas été analysés systématiquement, qu'un degré élevé d'hétérozygotie confère aux souches une grande vigueur et que la vigueur des mâles dans la compétition sexuelle, ne soit qu'un aspect particulier et partiel d'un phénomène plus général.

F. — L'hétérosis et ses conséquences pratiques.

L'analyse du déterminisme génétique de la vigueur des mâles a révélé un effet très prononcé d'hétérosis. Comme nous l'avons dit dans le chapitre III C cette hétérosis ne peut pas être imputable à une élimination de gènes létaux récessifs, ni à l'élimination de gènes de stérilité.

Il ne peut pas s'agir d'une vraie super-dominance, puisque les mâles « +/+ », « +/se » et « se/se » du tableau n° 17 ont tous la même vigueur. De même que les mâles « +/+ », « +/cn » et « cn/cn » du tableau n° 14. Cela ne peut donc pas être l'hétérozygotie pour un seul locus qui produit cette hétérosis, mais l'hétérozygotie pour de multiples loci des systèmes polygéniques. Il faut en conséquence parler de pseudo-super-dominance (LERNER, 1958). On peut penser que cette hétérosis est produite par les possibilités biochimiques accrues et plus variées de la multiple hétérozygotie (HALDANE, 1954).

Si les causes de l'hétérosis qui détermine la vigueur des mâles chez *D. melanogaster* sont encore mal connues, son application dans l'élevage d'animaux de laboratoire, d'animaux d'agrément ou d'animaux domestiques doit cependant être envisagée dès maintenant. L'emploi des hybrides est déjà assez répandu dans la culture du Maïs et du Blé, et plus timidement dans l'élevage du Poulet. Les résultats présentés dans le chapitre III C, et notamment dans le tableau n° 16 nous incitent à préconiser un emploi plus généralisé de l'avantage de l'hétérosis dans les élevages d'animaux. Comme nous l'avons dit ci-dessus le niveau optimal de la vigueur des mâles semble être réalisé par une hétérozygotie facile à réaliser et n'impliquant qu'un nombre modéré de polygènes. Cette hétérosis n'empêche pas une sélection poussée, ni pour des gènes majeurs, ni même pour des systèmes polygéniques, c'est-à-dire des caractères quantitatifs ou physiologiques, qui intéressent particulièrement les éleveurs. Il suffit de procéder à la sélection pour un caractère donné dans au moins deux

lignées séparées et de croiser les reproducteurs des lignées A et B toutes les 10 ou 20 générations pour produire des animaux vigoureux. Jusqu'à preuve du contraire il est permis de penser que cette technique ne fera pas perdre même le fruit d'une sélection aussi particulière que celle de Souris susceptibles de produire des cancers.

Si le caractère sélectionné est déterminé par un seul locus, le croisement de deux souches ne doit pas réserver de surprises, surtout si la sélection est déjà très poussée. Les éventuels modificateurs doivent être éliminés dans les deux lignées. Dans le cas de caractères quantitatifs, déterminés par des polygènes avec effet additif, le croisement pourrait procurer en dehors du gain de vigueur par hétérozygotie des systèmes polygéniques un gain pour le caractère sélectionné, si la sélection est déjà assez poussée. Dans le cas de caractères déterminés par le degré d'hétérozygotie, comme par exemple la vigueur des mâles, l'avantage du croisement est assuré d'avance.

Cette technique de création d'animaux hétérogènes, mais néanmoins sélectionnés, doit avoir l'avantage supplémentaire de fournir des individus qui réagissent plus régulièrement, soit aux conditions expérimentales, substances injectées, etc., soit aux conditions de vie et de milieu (L'HÉRI-TIER, 1937 ; LERNER, 1954). Cela aurait un grand intérêt pour les animaux de laboratoire utilisés en physiologie, bactériologie, toxicologie, etc., mais aussi pour les sélectionneurs qui constatent souvent que leurs animaux hautement sélectionnés montrent des performances décevantes une fois placés dans des conditions différentes de l'élevage chez l'utilisateur. Ces animaux sont trop spécialisés par la sélection, qui n'agissait pas seulement sur le ou les caractères pour lesquels la sélection a été effectuée. Par la consanguinité poussée, qui accompagne la sélection artificielle, on arrive à une sélection naturelle involontaire, qui correspond à une adaptation au milieu de l'élevage. La création d'animaux hétérogènes, tout en maintenant le gain de la sélection artificielle, aboutirait à des organismes moins spécialisés, qui s'adaptent mieux aux conditions de milieu chez les utilisateurs. Il ne s'agit là, bien entendu, que de suggestions, qui sont à vérifier expérimentalement.

G. — Rôle de la sélection sexuelle intraspécifique dans la spéciation.

LAMARCK pensait à l'efficacité de l'isolement sexuel pour la conservation des espèces, mais niait son existence dans la nature, ce qui favorise à son avis le foisonnement des formes innombrables d'organismes. DARWIN par contre a considéré l'isolement sexuel entre espèces comme un facteur indispensable au maintien de la spécificité des organismes. Il attribuait à la sélection sexuelle intraspécifique un rôle important dans la formation des caractères sexuels secondaires, mais considérait qu'elle ne pouvait être un facteur de spéciation.

Depuis l'essor de la génétique moderne un grand nombre de travaux, déjà mentionnés, a prouvé l'efficacité de l'isolement sexuel interspécifique dans la protection contre l'échange de gènes entre espèces.

Plusieurs auteurs, cités dans l'introduction, supposent qu'il existe à côté de cet isolement sexuel interspécifique, un isolement sexuel intraspécifique et ils lui attribuent un rôle important dans la création de nouvelles espèces. Ils pensent que la séparation de deux phénotypes par l'isolement sexuel à l'intérieur d'une espèce et d'une population mène à la formation de nouvelles espèces.

Or les travaux présentés dans cette première partie ne confirment pas cette hypothèse. Deux facteurs principaux sont responsables de la sélection sexuelle intraspécifique : la réceptivité des femelles et la vigueur des mâles. Dans les populations naturelles qui se trouvent sous la pression de la sélection, on trouve des mâles très vigoureux et des femelles peu réceptives. Le premier fait est établi pour plusieurs souches (tableaux n° 12 et n° 15), le deuxième seulement par la comparaison des souches « v » et « cn » (fig. 9 et 10).

SPIETH (1951) trouve chez des races de *D. americana americana* un équilibre entre l'agressivité des mâles et la réceptivité des femelles. Si les mâles d'une race sont agressifs, les femelles sont peu réceptives. Si on tient compte des résultats exposés dans ce travail, la corrélation entre la réceptivité des femelles et la vigueur des mâles s'explique bien. Les mâles les plus hétérogènes fécondent la plus grande partie des femelles dans une population. Cet avantage sélectif des mâles hétérozygotes a pour conséquence le maintien d'un degré élevé de l'hétérozygotie dans la population. On est en présence d'un mécanisme d'homéostasie génétique dans le sens de LERNER (1954) ou plutôt d'une homéorhesis dans le sens de WADDINGTON (1957), c'est-à-dire d'un mécanisme de régulation qui maintient un patrimoine génétique complexe. Dans notre cas ce mécanisme d'homéorhesis conserve au cours des générations, avec des génomes soumis à des fluctuations concernant les éléments polygéniques individuels, un degré élevé d'hétérozygotie de ces systèmes polygéniques.

Pour que la majorité des femelles soient fécondées par les mâles les plus hétérogènes, il faut que les femelles ne soient pas trop réceptives, qu'elles ne s'accouplent pas avec le premier mâle qui se présente. Le maintien d'une forte hétérozygotie exige des femelles peu réceptives, que seuls les mâles très vigoureux réussissent à féconder. Le fait est, que la souche « cn 127 » provenant d'une population naturelle, comporte des mâles très vigoureux et des femelles peu réceptives.

La vigueur des Mouches hétérozygotes d'une population naturelle s'exprime chez les mâles par la vigueur dans la parade nuptiale et chez les femelles par leur vigueur dans la répulsion des mâles. Cette faible réceptivité des femelles hétérozygotes n'est évidemment pas équivalente à une faible fertilité, bien au contraire.

Au niveau des populations l'avantage que leur confère l'hétérogénéité semble évident. Si une population possède un patrimoine héréditaire

riche et varié, elle peut facilement évoluer dans plusieurs directions, soit saisonnièrement (TIMOFEEF-RESSOVSKY, 1940), soit définitivement. Une population hétérogène est mieux disponible pour des adaptations aux changements de milieu, du climat, de la nourriture, etc., qu'une population homogène. La population hétérogène est également mieux préparée à l'extension géographique et à l'occupation de nouveaux biotopes, ce qui exige de nouvelles adaptations et mène à une évolution de l'espèce. Cette évolution n'est pas commandée par l'isolement sexuel, mais par un changement des conditions du milieu dans le temps, ou par l'extension de l'espèce à de nouveaux habitats dans l'espace.

Une population très homogène par contre risque de se trouver dans un cul-de-sac, dès que les conditions du milieu changent et de disparaître à cause de son incapacité à s'adapter aux nouvelles conditions. Cette adaptation est un choix des mieux armés dans la lutte pour la vie, effectué continuellement par la sélection naturelle, parmi les nombreux phénotypes qui sont sans cesse réalisés en partant des parents hétérozygotes. Le degré d'hétérozygotie d'une population doit en principe diminuer sous l'influence de la sélection et de l'évolution, qui consistent en une spécialisation. Mais l'hétérozygotie est toujours rétablie par la mutation et maintenue par le mécanisme d'homéorhesis. Ainsi il devient plausible, que ce soit un avantage important pour une population, de posséder des femelles peu réceptives et des mâles très vigoureux.

Le maintien de l'hétérogénéité des populations naturelles par l'avantage sélectif des mâles hétérozygotes a probablement une autre conséquence, encore mal connue. Il semble bien que les individus hétérozygotes soient mieux armés contre les aberrations par rapport au type normal, contractées au cours du développement embryonnaire ou postembryonnaire (LERNER, 1954). Il est bien connu que les élevages de *Drosophiles* en populations restreintes sont soumises à une dérive génétique parfois importante, et que les caractéristiques qualitatives et quantitatives des animaux d'une souche peuvent changer assez rapidement. Les populations naturelles par contre semblent maintenir leurs normes avec une grande stabilité (LAMOTTE, 1951), ce qui pourrait bien être imputable à l'effet de tampon dû à leur hétérozygotie (LERNER, 1954). La sélection sexuelle en faveur des hétérozygotes pourrait en effet empêcher une dérive génique qui tendrait vers les extrêmes d'un caractère quantitatif.

Par toutes ces considérations nous sommes amenés à faire une distinction fondamentale entre la sélection sexuelle entre deux espèces et celle à l'intérieur d'une espèce.

La sélection sexuelle interspécifique est en premier lieu un isolement reproductif, une barrière qui empêche l'échange de gènes entre les espèces. Il est basé sur la coordination de la parade nuptiale entre femelles et mâles de la même espèce.

La sélection sexuelle intraspécifique est au contraire un mécanisme de brassage du patrimoine héréditaire d'une population, donc un mécanisme qui favorise l'échange de gènes entre les individus d'une espèce. C'est un

mécanisme qui maintient l'hétérogénéité d'une population, qui facilite ainsi l'évolution de cette population. Dans ce sens, on peut attribuer à la sélection sexuelle intraspécifique un rôle dans la spéciation. Mais il est évident que cette spéciation se fait sous la pression de la sélection naturelle, et non par isolement sexuel homogamique et que la sélection sexuelle intraspécifique n'est que le gardien du riche patrimoine héréditaire, dans lequel la sélection naturelle doit pouvoir puiser pour être efficace.

Aux mécanismes mentionnés par TEISSIER (1952, 1953, 1955) qui règlent le niveau de la diversité génétique des populations naturelles, la pression de mutation ou la dérive génique, la pression de sélection sous l'influence des variations des conditions de milieu ainsi que les variations des valeurs sélectives des génotypes, on peut ajouter la sélection sexuelle intraspécifique, basée sur l'avantage sélectif des mâles les plus hétérozygotes.

Il s'agit d'un cas précis de maintien d'un équilibre à grande variabilité génétique dans une population grâce à la « pression de sélection » qui favorise les hétérozygotes par rapport aux homozygotes (TEISSIER, 1955).

Il est permis de penser que le brassage des génomes, le maintien de l'hétérozygotie de la majorité des individus d'une population par cette sélection sexuelle intraspécifique, empêche la sélection naturelle du type classique de pousser une population rapidement dans une voie canalisée sans issue. Il va de soi que ce mécanisme de maintien de l'hétérozygotie génétique est parfaitement compatible avec la sélection phénotypique en faveur d'un caractère adaptatif.

La sélection sexuelle intraspécifique, telle qu'elle est décrite ici, n'implique aucun choix des partenaires, mais une compétition sexuelle des mâles, qui se rapproche fortement de la sélection naturelle et qui assure — à l'instar de la survie du mieux adapté — la reproduction au plus hétérozygote, qui est le mieux adapté aux besoins de la population.

Comme MONTALENTI (1959) l'a proposé, il ne semble pas justifié de maintenir l'antithèse entre la sélection sexuelle et la sélection naturelle, qui avait été postulée par DARWIN. La sélection sexuelle intraspécifique se distingue à première vue de la sélection naturelle par le fait qu'elle n'affecte pas la survie de l'individu. Mais ce sont les mêmes individus — les plus vigoureux — qui sont favorisés dans les deux types de sélection, puisque les mâles hétérozygotes ne manifestent pas seulement un avantage sélectif dans la sélection sexuelle, mais aussi dans la sélection naturelle tout court, puisqu'ils sont d'une manière générale plus vigoureux que les mâles homozygotes.

La conclusion générale qu'on peut tirer de ce travail sur la sélection sexuelle intraspécifique concerne les modes de spéciation qui ont été envisagés. TEISSIER (1952) montre que les formes sympatriques constituent nécessairement des espèces distinctes, puisque les formes ne pourraient rester différenciées, s'il y avait régulièrement une hybridation entre elles. On voit mal comment un isolement sexuel partiel, et au début faible, agissant en faveur d'une forme mutante, pourrait aboutir à la formation d'une nouvelle espèce. Tant que l'isolement sexuel n'est

pas fort ou total, l'hybridation entre la forme mutante et le type sauvage empêche l'isolement de la forme mutante ; d'autant plus que les hybrides manifestent à peu près toujours un avantage sélectif par rapport aux deux formes parentales. L'avantage sélectif des mâles hétérozygotes dans la sélection sexuelle rend l'isolement d'une forme mutante par la sélection sexuelle à peu près impensable. Ceci nous conduit à l'hypothèse de la formation de nouvelles espèces par un isolement géographique, tel qu'il a été envisagé par VON BUCH (1825), WAGNER (1868), et des auteurs modernes, comme RENSCH (1933) et MAYR (1942, 1953, 1957 *a*, 1957 *b*). MAYR (1942) discute les prétendus cas de spéciation sympatrique et arrive à la conclusion qu'il n'existe guère de preuves convaincantes pour ce mode de spéciation, tandis que tous les faits concordent bien avec l'hypothèse de la spéciation géographique.

DEUXIÈME PARTIE

HÉTÉROGÉNÉITÉ

DES POPULATIONS NATURELLES
DE *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Introduction.

LAMARCK insistait dans sa *Philosophie Zoologique* sur le fait que les espèces n'ont rien d'uniforme, et que la consultation de riches collections zoologiques révèle bien la grande variété de formes dont chaque espèce est composée.

Un demi-siècle plus tard, DARWIN rassemble une documentation impressionnante sur la variabilité à l'intérieur de chaque espèce et de chaque descendance d'un couple et y voit la source intarissable de toute évolution par sélection.

De nouveau un demi-siècle plus tard, DE VRIES, MORGAN et d'autres ont montré que cette variabilité est créée par des mutations spontanées, aussi bien dans la nature que dans les élevages de laboratoire.

Quand la Drosophile devint le principal animal de laboratoire des généticiens, ceux-ci étudièrent également les populations naturelles de cet animal. DELCOURT (1909) a cherché en vain des anomalies des nervures des ailes dans les populations naturelles de *D. melanogaster*. LUTZ (1911) trouve à New York 0,34 0/0 de Mouches avec des anomalies des nervures des ailes.

Par la suite, plusieurs auteurs ont entrepris des analyses plus importantes en élevant au laboratoire au moins jusqu'à la F_2 des femelles fécondées, capturées dans des populations naturelles. CHETVERIKOV (1926, 1927, 1928) a étudié la descendance de 239 femelles de *D. melanogaster* et trouvé 32 mutants visibles, dont deux qui se trouvent dans la moitié des Mouches : « nervures supplémentaires » et « soies supplémentaires ». TIMOFEEFF-RESSOVSKY H. A. et N. W. (1927) trouvent dix mutants dans la descendance de 78 femelles de *D. melanogaster*. DUBININ et ses coll. (1934, 1936) ont utilisé une souche marquée pour étudier le deuxième et le troisième chromosome de Mouches capturées dans des populations naturelles. Ils trouvent environ 10 0/0 de Mouches portant des gènes létaux, et plus encore avec des mutants visibles, notamment « soies supplémentaires » et des dessins sur le thorax (« trident »). En tout, 34 types de mutants visibles apparaissent. Aucun mutant n'est décelé sur 4 740 chromosomes X testés ! GORDON (1936) trouve dans la descen-

dance de 22 femelles de *D. melanogaster* 18 mutants récessifs, dont un lié au sexe. De la répartition d'un mutant en F_2 dans les différentes cultures issues d'une seule femelle il déduit que presque toutes les femelles capturées dans la population naturelle étaient fécondées par un seul mâle. Une étude très étendue de DUBININ, ROMASHOV, HEPTNER et DEMIDOVA (1937) porte sur les mutants visibles à l'état homozygote, gènes dominants et phénocopies observés dans 129 528 femelles et mâles provenant de onze régions de capture au cours de trois années successives. Dans les différentes populations, collectées en septembre, ces auteurs trouvent de 0,49 0/0 jusqu'à 6,84 0/0 de Mouches aberrantes par rapport au type sauvage. Il semble que la fréquence d'un phénotype donné change d'année en année. Une analyse génétique d'une petite fraction de ces Mouches a révélé cinq types différents de dominants et neuf types de récessifs. OLENOV et KHARNAC (1938) ont constaté au cours d'une période allant du 3 août au 25 septembre dans une population qui atteignait environ 300 000 individus une augmentation de la fréquence des mutants visibles du deuxième chromosome de 5,9 0/0 à 7,0 0/0. GERSHENSON, ZAKHARCHENKO et SCARBAN (1940) détectent 0,21 0/0 de mâles yellow sur 4 708 mâles d'une population de Kitalvo. ZUITIN et PAVLOVETZ (1940) pensent que la mutabilité est plus élevée dans les populations naturelles que dans les élevages de laboratoire. NARODITSKAYA (1941) trouve par analyse génotypique 52 femelles hétérozygotes pour des mutants visibles autosomaux et 18 mutants liés au sexe parmi 604 femelles élevées.

BERG (1941) a trouvé sept mâles portant des mutants récessifs, liés au sexe parmi 1 282 mâles d'une population naturelle de *D. melanogaster* de Kashira. Des femelles de la même population élevées au laboratoire donnaient quinze mutants visibles liés au sexe, dont douze au locus « yellow ». En comparant des populations numériquement faibles, avec d'autres plus importantes, BERG (1942) trouve un pourcentage plus élevé de phénotypes aberrants quand les conditions de vie de la population sont optimales.

BUZZATI-TRAVERSO (1942, 1947 a, 1947 b) et BUZZATI-TRAVERSO et CAVALLI (1945) présentent une importante analyse des fréquences géniques et de l'abondance de modificateurs dans la population San Pellegrino de *D. melanogaster*.

L'analyse phénotypique (P_1) porte sur 20 726 individus en 1943 et donne 18 types de caractères aberrants, représentés par 229 individus ou 1,105 0/0 de l'échantillon, quand on exclut « trident ».

L'analyse génétique de la descendance de 100 femelles a produit en F_2 quatorze types de mutants visibles. La comparaison avec les résultats d'autres auteurs montre que les mêmes phénotypes apparaissent dans des populations géographiquement très éloignées, mais qu'ils sont imputables à des génotypes différents.

Le croisement de mâles capturés dans la population naturelle de San Pellegrino avec des femelles homozygotes pour des gènes préalablement extraits de la même population a permis de déceler 28,5 0/0 de mâles

portant le gène « oculus obscurus », 2,27 0/0 « ebony », 2,15 0/0 « plexus », 1,15 0/0 « alæ sublatæ », et 2,89 0/0 « vena transversa ». L'analyse génétique a révélé la présence de nombreux modificateurs, qui permettent la manifestation des gènes « oculus obscura » et « plexus » même à l'état hétérozygote. La plupart des mutants visibles sont rares, près de la fréquence normale de mutabilité spontanée ; tandis que certains gènes, comme « ebony », « yellow », « oculus obscurus », « vena interrupta », « vena decussata » se trouvent à des fréquences nettement plus élevées, probablement grâce à un certain avantage sélectif.

IVES (1945) a décélé les gènes létaux et les mutants visibles du 2^e chromosome de plusieurs populations américaines de *D. melanogaster* en se servant d'une souche marquée. Presque tous les mutants visibles abaissent notablement la vitalité de la Mouche qui les porte. La fréquence des gènes létaux ou semi-létaux est extrêmement élevée. Les populations étaient très abondantes.

SPENCER (1947) trouve 20 mutants visibles dans la descendance de 102 femelles de *D. melanogaster*, taux élevé par rapport à celui établi par DUBININ et ses coll. MITTLER (1949) relève dans une population d'abord 81 0/0 de Mouches qui portent le caractère « trident » et 2 mois plus tard dans la même population 47,3 0/0 de « trident ». Pour les fréquences de onze autres mutants, MITTLER note des variations importantes d'une population à l'autre.

GARDNER, STOTT et DEARDEN (1952) et GARDNER E. J. et GARDNER M. D. (1953) détectent dans toutes les populations naturelles de *D. melanogaster* qu'ils ont étudiées des modificateurs pour le caractère « tumorous head », imputables à deux gènes du premier et du troisième chromosome.

En dehors des caractères visibles et qualitatifs, plusieurs caractères quantitatifs ont été étudiés. BARIGOZZI (1945) met en évidence des différences significatives pour le nombre de soies sur les ailes de *D. melanogaster* dans trois populations italiennes. TEISSIER et ses coll. établissent des différences locales pour la longueur des œufs, le nombre d'ovarioles, le nombre de soies sterno-pleurales et le nombre des soies des sternites abdominaux, les dimensions de la troisième paire de pattes et la dimension des ailes, le poids, la teneur en substances sèches et en lipides et même de la résistance au D. D. T. (TEISSIER, 1957, 1958 a).

Signalons en passant qu'on a pratiqué un grand nombre d'analyses génétiques des mutants visibles, des inversions et des létaux dans des populations naturelles d'autres espèces. SPENCER (1947) donne une revue de ces travaux et conclut que les populations naturelles de toutes les espèces de *Drosophila* qui ont été étudiées, possèdent une réserve importante de variabilité génétique, qui fournit la base aussi bien pour des transformations évolutives à long terme, que pour des adaptations saisonnières.

Les travaux qui seront présentés dans cette deuxième partie se recouvrent partiellement avec ceux des auteurs mentionnés ci-dessus, mais leur

but principal est l'éclaircissement de deux points particuliers, sur lesquels ces auteurs ne se sont guère penchés.

Il semblait intéressant d'étudier la descendance d'un grand nombre de femelles, pour recenser le nombre de caractères aberrants que chacune d'elles portait à l'état hétérozygote. Cette analyse devrait fournir de nouveaux renseignements sur le degré d'hétérozygotie des populations naturelles et se trouve donc étroitement liée aux problèmes étudiés dans la première partie de ce travail. Cette étude doit permettre de dresser en même temps un inventaire aussi complet que possible de tous les mutants visibles qu'on peut trouver dans les populations naturelles de *D. melanogaster*. La liste des mutants donnera une indication sur l'efficacité de la sélection naturelle d'une part, et sur le fonds de gènes mutants dont l'évolution peut disposer à tout moment d'autre part.

L'analyse du déterminisme génétique des mutants isolés serait souhaitable et donnerait une idée plus approfondie de la complexité génétique des populations naturelles. Mais il s'agit là d'une entreprise de longue haleine qui dépasse de loin le cadre de ce travail.

CHAPITRE V

FRÉQUENCE DES MUTATIONS ET DES PHÉNOCOPIES DANS LES POPULATIONS NATURELLES DE *DROSOPHILA MELANOGASTER*

A. — Étude de femelles capturées dans des populations naturelles.

Il existe déjà un certain nombre d'analyses du phénotype de femelles et de mâles de *D. melanogaster*, capturés dans des populations naturelles. Il semblait néanmoins utile de relever la fréquence de phénotypes aberrants dans les populations mêmes qui devaient servir à la détermination du degré d'hétérozygotie des Mouches dans la nature.

Le travail porte sur trois populations de Banyuls-sur-Mer, dans lesquelles 19 échantillons ont été prélevés au cours des mois de septembre et octobre 1953. Les Mouches ont été capturées sur les tonneaux et les murs des caves à vin « U » et « B » et dans le jardin du Laboratoire Arago de la Faculté des Sciences de Paris et étudiées aussitôt après au laboratoire.

La nature génétique des types aberrants n'est évidemment pas connue. On trouvera des phénocopies, qui ne sont pas contrôlées selon le code de LANDAUER (1959), des gènes liés au sexe, des autosomaux récessifs à l'état homozygote, des dominants à l'état homo- ou hétérozygote ainsi que des caractères déterminés par des systèmes polygéniques.

Le tableau n° 18 donne pour chaque lot de Mouches le pourcentage de femelles et de mâles qui portaient des caractères aberrants par rapport

TABLEAU N° 18

*Nombre de mutants et de phénocopies à l'état homozygote
dans des populations naturelles.*

Population	Date de capture	Nombre de mouches observées			Mouches portant des mutants					
					Nombres			Pourcentages		
		♀	♂	Total	♀	♂	Total	♀	♂	Total
Cave « U »										
	14- 9-1953	38	38	76	1	2	3	2,63	5,27	3,95
	16- 9-1953	49	59	108	4	1	5	8,16	1,69	4,63
	17- 9-1953	46	83	129	1	1	2	2,17	1,20	1,55
	19- 9-1953	100	152	252	1	5	6	1,00	3,29	2,38
A	$\overline{mA}$	233	332	565	7	9	16	3,00	2,71	2,83
	21- 9-1953	345	348	693	30	11	41	8,69	3,16	5,92
	22- 9-1953	224	377	601	20	10	30	8,93	2,65	4,99
	28- 9-1953	140	160	300	11	9	20	7,86	5,62	6,67
B	$\overline{mB}$	709	885	1.594	61	30	91	8,60	3,39	5,71
	2-10-1953	56	211	267	6	4	10	10,71	1,90	3,74
	3-10-1953	78	234	312	10	3	13	12,82	1,28	4,17
	5-10-1953	124	242	366	18	15	33	14,52	6,20	9,07
C	6-10-1953	183	311	494	27	37	64	14,75	11,90	12,95
	6-10-1953	199	193	392	21	9	30	10,55	4,66	7,65
	$\overline{mC}$	640	1.191	1.831	82	68	150	12,81	5,71	8,19
	$\overline{mA, B, C}$	1.582	2.408	3.990	150	107	257	9,48	4,44	6,44
A, B et C										
	18- 9-1953	144	263	407	20	8	28	13,89	3,04	6,88
	23- 9-1953	22	30	52	0	2	2	0	6,67	3,85
	24- 9-1953	139	94	233	15	3	18	10,79	3,19	7,72
	26- 9-1953	31	49	80	0	2	2	0	4,08	2,50
Cave « B »	$\overline{m}$	336	436	772	35	15	50	10,42	3,44	6,48
	19- 9-1953	31	62	93	1	0	1	3,22	0	1,07
	20- 9-1953	101	180	281	7	4	11	6,93	2,22	3,91
	23- 9-1953	270	563	833	21	25	46	7,78	4,44	5,52
Laboratoire Arago	$\overline{m}$	402	805	1.207	29	29	58	7,21	3,60	4,80

au phénotype sauvage de la souche standard « Oregon R-C », dérivée en 1938 par BRIDGES de la souche « Oregon-R » du California Institute of Technology (BRIDGES et BREHME, 1944). Le tableau n° 19 dresse la liste de ces caractères.

Les lots provenant de la cave « U » sont groupés chronologiquement en trois périodes, qui se distinguent par le nombre de Drosophiles qui se trouvaient alors dans la cave. Pendant la période A la population était

TABLEAU N° 19

Types des phénocopies et des mutations trouvés à l'état homozygote dans des populations naturelles.

Caractère	Cave « U »			Cave « B »			Laboratoire Arago			Total			
	♀	♂	Total	♀	♂	Total	♀	♂	Total	♀	♂	Total	0/0 (1)
Corps													
Jaune		1	1								1	1	0,27
Foncé	5		5							5		5	1,37
Segments déformés	3		3							3		3	0,82
Trident	12	38	50				1	1	2	13	39	52	14,25
Total	20	39	59				1	1	2	21	40	61	16,71
Soies													
S. scutell. doublées.	56	13	69	9	3	12	13	3	16	78	19	97	26,58
S. scutell. courtes.	44	5	49	14	2	16	7		7	65	7	72	19,73
S. scutell. manquant	4	4	8	1	1	2		1	1	5	6	11	3,01
S. tête manquent.	3		3		1	1				3	1	4	1,10
Tordues	7	15	22	5	3	8	1	7	8	13	25	38	10,41
Épaisses							1		1	1		1	0,27
Total	114	37	151	29	10	39	22	11	33	165	58	223	61,09
Yeux													
Brun marron	1	6	7	2	2	4	1	10	11	4	18	22	6,03
Prune	1	10	11				1	2	3	2	12	14	3,84
Écarlate		1	1					1	1		2	2	0,55
Surface rugueuse.		1	1								1	1	0,27
Peu d'ommatidies.		1	1		1	1					2	2	0,55
Total	2	19	21	2	3	5	2	13	15	6	35	41	11,23
Ailes													
Légèrement froissées	4	6	10		1	1	2	1	3	6	8	14	3,84
Très froissées	1	2	3							1	2	3	0,82
Écartées		1	1								1	1	0,27
Courbées	1		1							1		1	0,27
Découpées		1	1	1		1		2	2	1	3	4	1,10
Opaques	5	1	6				1	1	2	6	2	8	2,19
Total	11	11	22	1	1	2	3	4	7	15	16	31	8,49
Nervures													
PCV réduite				1		1				1		1	0,27
Virgule sous PCV.	1		1							1		1	0,27
Crochet près PCV.	1		1							1		1	0,27
L5 plus courte	1		1	2	1	3	1		1	4	1	5	1,37
Foncées		1	1								1	1	0,27
Total	3	1	4	3	1	4	1		1	7	2	9	2,47
Nombre de caractères mutants	17	17	24	8	9	11	10	10	13	20	19	26	
Nombre total de Mouches étudiées	1.508	2.408	3.990	336	436	772	402	805	1.207	2.320	3.649	5.969	
Nombre de mutants	150	107	257	35	15	50	29	29	58	214	151	365	100,00
0/0 des mutants	9,95	4,44	6,44	10,42	3,44	6,48	7,21	3,60	4,81	9,22	4,14	6,11	

(1) Fréquence de chacun des caractères aberrants calculée par rapport au total des caractères aberrants.

constituée de quelques centaines de Mouches. Dès l'arrivée des premiers raisins dans la cave, pendant la période *B*, la population atteignait quelques milliers de Mouches et pendant le cuvage, représenté par la période *C*, la population était extrêmement abondante et atteignait quelques centaines de milliers de Mouches dans la petite cave. Dans de grandes caves de vinification de la plaine du Roussillon la population dépassait à la même époque quelques dizaines de millions de Mouches, avec une densité d'environ 10 Mouches au centimètre carré sur les murs, cuves, tuyaux, etc. On est tenté d'employer le mot explosif pour décrire le développement d'une population semi-domestique de *D. melanogaster* pendant la période des vendanges et de la vinification.

Pendant la plus grande partie de l'année les populations ne sont pas abondantes. C'est à peu près ce stade minimal qui est représenté dans le tableau n° 18 par la période *A*. Les quatre lots de cette période donnent une moyenne de 2,83 0/0 de mutants et de phénocopies. Pendant la période *B*, grâce aux raisins apportés dans la cave, le nombre des Mouches augmente rapidement. Malgré l'accroissement de la population la sélection est sans doute moins forte qu'avant cet apport de nourriture. Et il n'est pas étonnant qu'on trouve maintenant un plus grand nombre de caractères aberrants : en moyenne 5,71 0/0. Pendant la période *C* enfin, le nombre de Mouches est très élevé. Mais grâce à l'abondance de nourriture la pression sélective est faible. En plus la population est constituée en premier lieu de descendants de première et de deuxième génération des Mouches qui se trouvaient dans la cave pendant les deux périodes précédentes auxquelles s'ajoute une fraction assez faible de Mouches attirées du dehors. Puisque les sources de nourriture sont, à l'époque des vendanges et du cuvage, nombreuses et abondantes, la population originelle, numériquement faible, est sans doute répartie par petites fractions dans les caves de vinification et sur les tas de marc. Les populations numériquement très importantes qu'on y trouve maintenant, sont donc probablement issues de peu de parents et grands-parents. Le taux de consanguinité de ces populations doit de ce fait être élevé. Il n'est pas surprenant, que la population atteigne dans ces conditions de faible concurrence et de haute consanguinité une moyenne de 8,19 0/0 de Mouches de phénotype aberrant. Il est intéressant de comparer ces chiffres avec ceux obtenus par BERG (1942 *b*) dans deux distilleries à l'époque d'une population faible : 1,48 0/0 et 2,53 0/0 de types aberrants ; et à l'époque du développement maximal de la population : 4,97 0/0 et 8,70 0/0. Rappelons également le grand travail de DUBININ et coll. (1937) qui trouve entre 0,49 0/0 et 6,84 0/0 de formes aberrantes.

Selon le modèle de WRIGHT (1931) la composition génique d'une grande population est plus complexe que celle d'une population restreinte. Dans le cas de l'expansion explosive de la population de la cave « U » il est probable que l'augmentation considérable du nombre de Mouches aberrantes soit surtout une révélation — par homozygotie accrue et pression sélective diminuée — de gènes qui se trouvent d'une manière constante

dans la population, mais à l'état hétérozygote. Les deux lots du 6 octobre 1953 ont été soumis à une analyse génétique, pour vérifier cette hypothèse. Le résultat sera présenté dans le sous-chapitre suivant.

Les conditions de la cave « B » correspondaient pendant les jours de récolte de Mouches à peu près à celles de la période *B* de la cave « U ». Aussi y trouve-t-on à peu près la même fréquence de phénotypes aberrants.

Dans les trois populations et presque sans exception dans chacun des lots étudiés la fréquence de types aberrants est plus élevée chez les femelles que chez les mâles. Cela est sans doute une conséquence de la fragilité des mâles, qui rend la sélection contre les phénotypes mutants plus efficace dans ce sexe. Cela pourrait aussi être un indice de la sélection jouant contre les gènes liés au sexe, qui est nécessairement plus forte chez les mâles que chez les femelles.

Cette étude a permis de confirmer les fréquences élevées de phénotypes aberrants dans les populations naturelles de *D. melanogaster* et de mettre en évidence des modifications considérables de ces fréquences sous l'influence de la sélection et du taux de consanguinité.

B. — Étude de la descendance des femelles capturées dans des populations naturelles.

Le recensement des phénocopies et des mutations visibles dans de petites et grandes populations a révélé que la fréquence des Mouches de phénotype aberrant peut changer rapidement et que ces fluctuations dépendent probablement de la pression de sélection. Ces changements brusques de fréquences des mutants à l'état homozygote ne sont possibles, que si la fréquence de mutants à l'état hétérozygote est élevée et constitue un réservoir riche. L'évaluation de la fréquence des mutants visibles se trouvant à l'état hétérozygote dans les populations naturelles devait permettre de vérifier, si une telle réserve existe et fournir en même temps des renseignements précis sur le degré d'hétérogénéité des populations naturelles. Si les hypothèses développées dans le dernier chapitre de la première partie de ce travail sont justifiées, les Mouches d'une population naturelle doivent être fortement hétérozygotes pour des systèmes polygéniques. Dans l'état actuel de nos connaissances il n'est guère possible de déterminer directement le degré d'hétérozygotie pour des éléments polygéniques. Mais il n'est pas absurde de supposer que l'hétérogénéité pour les systèmes polygéniques est analogue à celle qu'on trouve pour les oligogènes, qui déterminent des caractères visibles. Il faut toutefois ajouter que le nombre de caractères quantitatifs, biochimiques et physiologiques qui sont déterminés par des systèmes polygéniques, dépasse probablement de loin celui des caractères déterminés par des gènes majeurs.

a) *Fréquence des femelles portant des mutants.*

Une première analyse, portant sur dix populations, est résumée dans le tableau n° 20. Des femelles ont été capturées dans des pièges dans la population de Bâle et récoltées sur les murs de caves à vin ou sur des tas de marc de vin dans toutes les autres populations. Chaque femelle était placée individuellement dans un tube de culture. De la descendance F_1 de chacune de ces femelles sept couples ont été formés, au hasard en croisant frères par sœurs. Chacune des sept descendances ainsi obtenues en F_2 a été étudiée minutieusement et tous les caractères aberrants se trouvant dans au moins trois Mouches d'une des sept descendances F_2 d'une femelle ont été considérés comme mutants. C'est la souche sauvage « Oregon R-C » qui a servi de type de référence. Deux caractères aberrants, qui apparaissent très fréquemment dans les populations naturelles : une coloration plus foncée du corps et le « trident » sur la face dorsale du thorax, n'ont pas été pris en considération pour l'établissement du tableau n° 20.

TABLEAU N° 20

Fréquence des femelles portant des mutants à l'état hétérozygote dans des populations naturelles.

Population	Nombre total de ♀	femelles fertiles		femelles portant des mutants	
		nombre	0/0	nombre	0/0
Bâle, 1951.	150	114	76,00	76	66,67
Bâle, 1952.	167	128	76,64	106	82,81
Banyuls, 1952	355	316	89,01	259	81,96
Banyuls, 1953		403		397	98,51
Bages, Elne, 1955		54		53	98,14
Argelès, 1955		34		34	100,00
Beaune, 1955		28		27	96,42
Colmar, 1955		33		33	100,00
Pavia, 1956		42		41	97,61
Nimba, 1956		19		18	94,73

La plupart des phénotypes aberrants ainsi trouvés ont été constitués et maintenus depuis en souche, ce qui prouve qu'il ne s'agit pas de phénotopies, mais bien de caractères héréditaires. Dans ces lignées mutantes, d'autres caractères aberrants sont apparus en F_3 ou plus tard. Ceux-ci ne sont pas inclus dans les tableaux n°s 20 et 21, parce qu'il n'est pas sûr que ces gènes étaient déjà présents dans les femelles capturées dans les populations naturelles.

SPENCER (1947) a montré qu'on peut espérer retrouver en F_2 en moyenne 87 0/0 des mutations récessives présentes à l'état hétérozygote soit chez

la femelle capturée, soit chez le mâle qui a fécondé cette femelle, quand on conserve sept couples pour la P_2 . Du point de vue de l'efficacité et de l'économie des moyens de travail ce nombre de sept couples donne des résultats satisfaisants.

TABLEAU N° 21

*Nombre des femelles qui portent de 0 à 10 caractères mutants
à l'état hétérozygote.*

Population	Nom- bre de ♀	Nom- bre (**) de mu- tants	Fréquence des femelles portant de 0 à 10 mutants (*)											χ^2	P
			0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Bâle 1951	114	111 0,97	41 43,1	48 41,9	16 20,4	7 6,6	0 1,6	2 0,3	0 0,1	0 0,01	0	0	0	1,95	> 0,50
Bâle 1952	122	354 2,90	5 6,7	16 13,4	37 28,2	25 27,3	24 19,8	6 11,5	4 5,6	3 2,3	1 0,8	0 0,3	1 0,1	7,61	< 0,20
Banyuls 1952 A	160	406 2,54	7 12,7	24 32,1	59 40,7	38 34,4	20 21,9	4 11,1	6 4,7	2 1,7	0 0,5	0 0,2	0 0,04	18,27	< 0,01
B	154	353 2,29	14 15,6	30 35,7	47 40,8	37 31,2	16 17,9	7 8,2	2 3,1	1 1,0	0 0,3	0 0,1	0 0,01	3,94	> 0,50
Banyuls 1953 A	218	971 4,45	5 2,5	7 11,1	20 24,9	30 37,1	55 41,6	41 37,3	27 27,9	21 17,9	9 10,0	2 4,9	1 2,2	14,23	< 0,05
B	121	590 4,88	1 0,9	1 4,5	7 10,9	18 17,8	27 21,7	32 21,2	13 17,2	8 12,0	9 7,3	3 3,9	2 1,9	14,64	< 0,05
C	63	252 4,00	0 1,2	5 4,6	13 9,2	12 12,3	8 12,3	10 9,8	7 6,6	4 3,7	3 1,9	1 0,8	0 0,3	3,27	< 0,70
Nimba Pavia 1956	61	215 3,52	3 1,8	6 6,3	11 11,2	12 13,1	13 11,6	5 8,1	4 4,8	6 2,4	1 1,1	0 0,4	0 0,1	8,08	> 0,30
Domme, etc. 1957	95	414 4,36	0 1,2	6 5,3	15 11,6	17 16,8	18 18,3	13 15,9	9 11,6	9 7,2	3 3,9	1 1,9	4 0,8	4,00	< 0,70

(*) Le premier chiffre dans chaque classe correspond au nombre observé de femelles, le deuxième en dessous au nombre théorique, calculé sur la base d'une distribution de Poisson.

(**) Nombre total de caractères mutants dans la population et en dessous moyenne par femelle.

Le tableau n° 20 donne pour les trois premières populations la fréquence des femelles fertiles. Il n'est pas étonnant que la population Banyuls 1952, plus dense que celles de Bâle, et plus ou moins confinée dans une

cave, atteigne un pourcentage plus élevé de femelles fertiles. Il est intéressant de constater que la fréquence de femelles fertiles est la même d'une année à l'autre dans la population de Bâle.

Quand on tient compte des limites tant objectives que subjectives qui empêchent la détection de tous les caractères mutants, on peut conclure des données du tableau n° 20, que pratiquement toutes les Mouches d'une population naturelle de *D. melanogaster* sont hétérozygotes pour au moins un locus déterminant un caractère morphologique.

b) *Nombre de mutants par femelle.*

Puisque beaucoup de femelles portaient plusieurs gènes mutants, il a semblé intéressant d'en relever le nombre exact pour chacune d'elles. Le résultat de ce travail est consigné dans le tableau n° 21, qui donne pour chaque population la fréquence de femelles qui portaient de zéro à dix caractères mutants. Certaines des populations du tableau n° 20 ne figurent pas dans le tableau n° 21, parce que le nombre de femelles étudiées est trop petit pour fournir des fréquences assurées. Les populations de Nimba et de Pavia, ainsi que celles de Domme, Argelès, Trouillas, Perpignan et Bellet ont été groupées pour constituer des lots suffisamment grands. Les populations Banyuls 1952 et 1953 sont divisées en différents lots qui correspondent à différentes dates de capture.

Si la répartition du nombre de caractères aberrants dans les onze classes est due au hasard, elle doit correspondre à une distribution de Poisson, puisque le nombre des événements considérés — les mutations — est petit et que le nombre de Mouches dans un échantillon est assez important. Les nombres théoriques, calculés d'après la loi de Poisson, sont portés dans le tableau n° 21 sous les nombres observés. Un test du X^2 a été calculé pour contrôler la concordance entre les chiffres observés et les chiffres théoriques. Il montre que toutes les distributions, sauf celle de la population Banyuls 1952 A s'accordent assez bien avec la loi de Poisson.

Les écarts que l'on constate entre les distributions observées et les distributions de Poisson se produisent dans presque toutes les populations dans le même sens. Les classes de femelles qui portent zéro ou une mutation sont trop faibles, les classes de femelles qui portent deux, trois, quatre ou même plus de mutations sont trop fortes. A première vue il est étonnant que l'observation ait révélé trop de caractères mutants. Il fallait plutôt s'attendre à une erreur dans le sens inverse. D'autant plus qu'il est certain que pour plusieurs raisons, tant objectives que subjectives une fraction des mutants présents à l'état hétérozygote dans les femelles capturées ne se trouve pas incorporée dans le tableau n° 21. Le nombre de sept couples, qui a été adopté pour la constitution de la P_2 , élimine *a priori* en moyenne 13 0/0 des mutants qui étaient présents dans les parents. En plus, le minimum de trois Mouches portant le même caractère en F_2 , qui a été fixé pour éliminer les phénocopies, amenait probablement dans cer-

tains cas à l'exclusion de vrais mutants à très faible pénétrance ou à vitalité réduite. Il faut enfin compter avec des caractères d'un effet morphologique si minuscule, qu'ils échappent même à une observation minutieuse. Le développement de la capacité de détection des phénotypes aberrants par l'observateur au cours du travail et au cours des années est d'ailleurs évident. L'augmentation de la moyenne de caractères mutants par femelle de 0,974 à 2,902 dans la population de Bâle entre 1951 et 1952 et l'augmentation analogue dans la population Banyuls de 2,538 à 4,876 est probablement en premier lieu imputable aux progrès du chercheur. Pour obtenir des comparaisons strictement valables de la fréquence de loci mutés dans différentes populations, il faudrait se baser sur l'étude de gènes létaux ou de mutants visibles faciles à détecter. Le tableau n° 21 ne permet donc pas de conclure à des différences significatives de l'hétérogénéité d'une population à l'autre. L'intérêt de l'essai difficile et laborieux de relever tous les caractères aberrants est ailleurs. Il s'agissait justement de fixer quantitativement l'importance de l'hétérogénéité de populations naturelles en relevant le taux global de mutants dans un échantillon et le nombre de mutants qu'on trouve dans la descendance de chacune des femelles.

Pour l'ensemble des neuf échantillons le nombre de mutants trouvés est plus élevé qu'il devrait l'être selon l'estimation basée sur une distribution de Poisson. Cela est probablement imputable à plusieurs causes. La plus importante est d'ordre théorique. On ne peut s'attendre à trouver une distribution de Poisson que si chaque événement considéré se produit indépendamment et au hasard.

Ce qui est en réalité relevé dans le tableau n° 21 ce ne sont évidemment pas les mutations elles-mêmes, mais les phénotypes qu'elles produisent. Or, si un gène muté affecte par effet pléiotrope plusieurs caractères morphologiques, ce qui n'est pas rare, ce seul événement de mutation est compté deux ou même trois fois dans le tableau n° 21.

Un autre décalage par rapport à une distribution de Poisson doit probablement être attribué aux systèmes polygéniques. Les caractères polygéniques n'obéissent pas à la règle du tout ou rien des oligogènes. Leur manifestation peut être plus ou moins forte et dans certains cas descendre au-dessous du seuil qui permet encore de les distinguer du phénotype sauvage. Il va de soi que de tels systèmes polygéniques ne se conforment pas à une distribution au hasard, tant qu'il n'est pas possible de détecter la mutation à chaque locus individuel.

Une troisième cause d'erreur est d'ordre subjectif. L'observateur est amené, bien malgré lui, à examiner plus attentivement la descendance d'une femelle, dans laquelle une première mutation a été trouvée. La chance d'en trouver d'autres dans la descendance de la même femelle s'en trouve augmentée.

Si malgré toutes les causes d'erreur énumérées, la distribution des fréquences de femelles qui portent de zéro à dix caractères mutants correspond assez bien à une distribution théorique de Poisson, cela permet

de conclure que relativement peu de mutants ont échappé à l'observateur, et que les effets pléiotropes morphologiques ainsi que les systèmes polygéniques qui déterminent des caractères morphologiques ne sont pas très nombreux.

Deux conclusions générales peuvent être déduites des résultats résumés dans le tableau n° 21. Le nombre de loci mutants qui se trouvent à l'état hétérozygote dans les populations naturelles de *D. melanogaster* est extrêmement élevé et leur apparition et répartition dans ces populations correspond assez bien aux lois du hasard.

CHAPITRE VI

NATURE MORPHOLOGIQUE ET FRÉQUENCE DES CARACTÈRES MUTANTS TROUVÉS DANS LES POPULATIONS NATURELLES

Ce chapitre concerne la description morphologique des phénotypes aberrants par rapport à la souche sauvage « Oregon R-C » qui ont été relevés dans le chapitre précédent et le recensement de leur fréquence dans quelques-unes des populations naturelles.

La localisation génétique de ces mutants n'est pas effectuée et l'homologie avec des gènes connus n'est pas établie. Les mutants sont donc décrits en faisant intentionnellement abstraction de la terminologie qu'on trouve dans la liste de BRIDGES et BREHME (1944).

Le but de ce chapitre est de dresser un inventaire aussi complet que possible de tous les phénotypes aberrants qu'on trouve dans les populations naturelles de *D. melanogaster* et d'établir leur fréquence.

Dans le tableau n° 21 étaient incorporées exclusivement des populations suffisamment importantes pour permettre le calcul de la distribution théorique, et dont toutes les descendance ont été minutieusement étudiées. Le tableau n° 21 porte sur 1 108 femelles. La liste des phénotypes aberrants qui suivra ci-dessous est le fruit de l'étude des descendance F_1 et F_2 de 5 095 femelles.

Aux femelles utilisées pour les tableaux n°s 20 et 21 s'ajoutent presque 4 000 autres femelles, mais leur descendance a été étudiée plus sommairement. En dehors des populations déjà mentionnées dans les tableaux n°s 20 et 21 les populations françaises des provenances suivantes ont servi à cette étude : Bagnols, Bellet, Biganon, Bures-sur-Yvette, Carcassonne, Châteauneuf-du-Pape, Chinon, Collioure, Forgeneuve, Kaysersberg, Lavalette, Limoux, Menton, Millas, Montpellier, Morey-Saint-Denis, Moulin-à-vent, Narbonne, Nice, Odeillo, Pommard, Quillan, Riquewihr, Roque-maure, Saint-Félicien-d'Avail, Sète, Soler et Trouillas.

Cinq petits lots de Mouches provenant de Hiroshima, Nagasaki, Otanu,

Tokyo et d'Indonésie ont révélé en F_2 des mutants qui étaient tous déjà décelés préalablement dans les populations françaises.

Tous les mutants relevés dans les deux populations de Bâle ont également été trouvés dans les populations françaises. La liste des caractères aberrants est donc entièrement représentative pour les populations françaises.

Grâce aux précautions mentionnées dans le chapitre précédent les phénocopies sont exclues du classement des phénotypes qui suivra.

Après la description de chaque phénotype mutant on trouvera dans la liste qui suit deux chiffres. Le premier indique le nombre total de femelles qui révélaient ce phénotype dans leur descendance et le deuxième sa fréquence en 0/0 dans un groupe de 1 222 femelles.

Pour que ces fréquences soient valables, elles ne sont pas calculées sur l'ensemble des 5 095 femelles étudiées, mais seulement sur les femelles du tableau n° 21, dont les descendance ont été minutieusement étudiées, augmentées de quelques échantillons trop petits pour être incorporés dans le tableau n° 21, mais également bien observés. En tout, les fréquences des mutants décrits ci-dessous sont basées sur l'étude de 1 222 femelles.

Il est intéressant de constater que tous les phénotypes de la liste, portant sur 5 095 femelles se trouvaient déjà dans les descendance des 1 222 femelles. L'espoir d'augmenter notablement le nombre de phénotypes aberrants en étudiant la descendance de presque 4 000 femelles en plus, a été déçu.

Les phénotypes sont classés arbitrairement selon les parties du corps de la Mouche. Les caractères quantitatifs, qui montrent évidemment toujours des variations plus ou moins fortes, ne sont pas mentionnés, sauf dans les cas d'une différence considérable qui les distingue nettement du phénotype sauvage (ailes courtes, longues, larges, étroites et soies réduites aux deux tiers ou à la moitié de la longueur normale).

LISTE DES PHÉNOTYPES ABERRANTS

A. — Corps (*thorax et abdomen*).

1. Corps foncé ; allant d'une couleur légèrement plus foncée que celle de la souche « Oregon R-C » jusqu'à une coloration brun très foncé : 240 ; 19,64 0/0.
2. Corps jaune : 3 ; 0,25 0/0.
3. Dessin plus ou moins foncé en forme de trident sur le thorax : 228 ; 18,66 0/0.
4. Bandes noires sur les segments abdominaux moins larges : 3 ; 0,25 0/0.
5. Présence de pseudotumeurs dans l'abdomen : 129 ; 10,56 0/0.
6. Thorax élargi et plus ou moins fendu sur la ligne médiane : 5 ; 0,60 0/0.
7. Partie du thorax supprimé, tête partiellement en contact direct avec l'abdomen : 6 ; 0,49 0/0.

8. Bord postérieur du scutellum asymétrique, avec un enfoncement d'un côté : 5 ; 0,60 0/0.
9. Scutellum avec un profil anormal, bombé : 4 ; 0,33 0/0.
10. Abdomen tordu par rapport à l'axe longitudinal : 8 ; 0,65 0/0.
11. Un ou plusieurs segments abdominaux plus ou moins fortement déformés ou fragmentaires : 225 ; 18,41 0/0.
12. Plaques génitales rudimentaires ou totalement absentes : 1 ; 0,08 0/0.
13. Mouches très petites : 8 ; 0,65 0/0.

B. — Soies.

1. Une ou plusieurs des quatre soies scutellaires et parfois une ou plusieurs des soies thoraciques doublées : 584 ; 47,79 0/0.
2. Quelques-unes, parfois beaucoup de soies thoraciques ou scutellaires manquent : 66 ; 5,40 0/0.
3. Soies scutellaires et parfois soies thoraciques réduites aux deux tiers ou à la moitié de la longueur normale : 171 ; 13,99 0/0.
4. Soies scutellaires et parfois soies thoraciques réduites à environ $\frac{1}{5}$ de la longueur normale : 38 ; 3,11 0/0.
5. Soies scutellaires et parfois soies thoraciques très longues : 1 ; 0,08 0/0.
6. Soies scutellaires et soies thoraciques moins épaisses que les soies normales : 75 ; 6,14 0/0.
7. Soies thoraciques et scutellaires très minces et blondes : 3 ; 0,25 0/0.
8. Soies scutellaires et soies thoraciques plus épaisses et non courbées : 26 ; 2,13 0/0.
9. Soies scutellaires « brisées » avec nodule : 8 ; 0,65 0/0.
10. Soies scutellaires clivées : 4 ; 0,33 0/0.
11. Soies thoraciques et scutellaires tordues : 46 ; 3,76 0/0.
12. Soies thoraciques désordonnées au lieu d'être ordonnées régulièrement en rangées longitudinales : 9 ; 0,74 0/0.

C. — Yeux.

1. Couleur des yeux brunâtre : 421 ; 34,45 0/0.
2. Couleur des yeux brun marron : 213 ; 17,43 0/0.
3. Couleur des yeux brun très foncé : 53 ; 4,34 0/0.
4. Couleur des yeux corail : 193 ; 15,79 0/0.
5. Couleur des yeux rouge écarlate : 147 ; 12,03 0/0.
6. Couleur des yeux orange : 15 ; 1,23 0/0.
7. Couleur des yeux blanc : 1 ; 0,08 0/0.
8. Nombre de facettes plus ou moins réduit, parfois jusqu'à l'absence totale de facettes, forme de l'œil irrégulière : 23 ; 1,88 0/0.
9. Nombre des facettes des yeux réduit, forme de l'œil irrégulière, ellipsoïde : 31 ; 2,54 0/0.
10. Surface des yeux rugueuse : 176 ; 14,40 0/0.
11. Taches sur les yeux : 22 ; 1,80 0/0.
12. Surface des yeux avec un aspect gélatineux : 1 ; 0,08 0/0.

D. — *Ailes.*

1. Ailes très petites : 27 ; 2,21 0/0.
2. Ailes courtes : 14 ; 1,15 0/0.
3. Ailes longues ; 22 ; 1,80 0/0.
4. Ailes larges : 12 ; 0,98 0/0.
5. Ailes étroites : 21 ; 1,72 0/0.
6. Ailes légèrement découpées au bout sous forme de franges : 29 ; 2,37 0/0.
7. Ailes plus ou moins découpées au bout sous forme arrondies : 42 ; 3,44 0/0.
8. Ailes plus ou moins découpées latéralement : 21 ; 1,72 0/0.
9. Ailes non déployées : 5 ; 0,41 0/0.
10. Ailes écartées : 118 ; 9,66 0/0.
11. Ailes recourbées en haut : 34 ; 2,78 0/0.
12. Ailes fortement courbées en bas : 2 ; 0,16 0/0.
13. Ailes inclinées en bas, en forme de toit : 9 ; 0,74 0/0.
14. Ailes érigées en forme de V : 10 ; 0,82 0/0.
15. Ailes courbées en forme de coupe plate : 68 ; 5,56 0/0.
16. Ailes légèrement froissées : 140 ; 11,46 0/0.
17. Ailes fortement froissées : 130 ; 10,64 0/0.
18. Ailes opaques : 243 ; 19,88 0/0.
19. Ailes dilatées et remplies de lymphes : 28 ; 2,29 0/0.
20. Une ou les deux ailes avec une ampoule plus ou moins grande, remplie de lymphes chez les jeunes Mouches : 104 ; 8,51 0/0.
21. Taches sur les ailes : 19 ; 1,55 0/0.
22. Ailes foncées : 3 ; 0,25 0/0.
23. Soies sur les ailes plus longues : 3 ; 0,25 0/0.
24. Soies sur le bord des ailes irrégulières : 22 ; 1,80 0/0.
25. Haltères partiellement transformées en ailes : 1 ; 0,08 0/0.

E. — *Nervures des ailes.*

1. Petite nervure supplémentaire, plus ou moins longue à l'extérieur de la veine longitudinale 5 : 24 ; 1,96 0/0.
2. Crochet sur la nervure transversale postérieure : 39 ; 3,19 0/0.
3. Plus ou moins grand nombre de nervures supplémentaires : 53 ; 4,34 0/0.
4. Bavures sur la deuxième nervure longitudinale : 10 ; 0,82 0/0.
5. Une ou plusieurs des nervures longitudinales 2, 3 et 4 réduites au bout ou interrompues : 6 ; 0,49 0/0.
6. Cinquième nervure longitudinale réduite : 30 ; 2,45 0/0.
7. Cinquième nervure longitudinale plus longue, avec partie retournée à l'intérieur de l'aile : 1 ; 0,08 0/0.
8. Nervures longitudinales 2, 3 et 4 dichotomes au bout : 6 ; 0,49 0/0.
9. Nervure transversale antérieure doublée : 11 ; 0,90 0/0.

10. Nervure transversale postérieure doublée : 1 ; 0,08 0/0.
11. Nervure transversale postérieure plus ou moins réduite : 44 ; 3,60 0/0.
12. Nervures transversales manquent entièrement : 4 ; 0,33 0/0.
13. Nervures non transparentes, foncées : 1 ; 0,08 0/0.
14. Granulations dans les nervures : 1 ; 0,08 0/0.
15. Nervures enflées : 5 ; 0,60 0/0.

F. — *Pattes.*

1. Une ou deux pattes manquent : 9 ; 0,74 0/0.

Il serait intéressant de comparer cette liste avec celles de CHETVE-RIKOV (1926, 1927, 1928), TIMOFEEFF-RESSOVSKY (1927), DUBININ et coll. (1934, 1936), GORDON (1936), BERG (1941), BUZZATI-TRAVERSO (1942, 1947 a, 1947 b), SPENCER (1947) et MITTLER (1949) qui ont relevé les phénotypes aberrants dans des populations de *D. melanogaster* de l'Union Soviétique, d'Allemagne, d'Angleterre, d'Italie et des États-Unis. Mais puisque les gènes n'ont pas été localisés dans la plupart des cas, il est impossible d'établir une homologie sûre entre les phénotypes trouvés par les différents auteurs. Il n'est pourtant pas déraisonnable de penser que pour une bonne partie des phénotypes décrits dans les mêmes termes cette homologie existe du point de vue morphologique. Il va de soi qu'on ne sait rien de l'homologie des génotypes.

Sous cette réserve on peut dire que tous les phénotypes décrits par les auteurs mentionnés ci-dessus ont également été trouvés dans les populations françaises. Le nombre de femelles étudiées par ces auteurs est presque toujours trop petit pour qu'une comparaison de l'ensemble des phénotypes qu'on trouve dans les différentes populations puisse être valable. Il n'est donc pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances, de savoir si on trouve dans toutes les populations de *D. melanogaster* les mêmes phénotypes mutants à l'état hétérozygote ou s'il existe des différences géographiques, à l'instar des caractères quantitatifs étudiés par TEISSIER (1957, 1958 a).

La comparaison des mutants décelés dans les populations naturelles avec ceux obtenus expérimentalement ou spontanément au laboratoire serait-elle aussi intéressante. Mais elle ne peut pas être effectuée correctement avant que la localisation de tous les gènes soit achevée.

La liste donnée ci-dessus n'est pas limitative. En analysant la descendance d'un très grand nombre de femelles on trouverait sans doute encore d'autres phénotypes mutants. Mais il y a de bonnes raisons de supposer que la liste comporte la majorité des phénotypes mutants, qui se trouvaient dans les populations étudiées. L'étude des populations de Banyuls 1952 et de Banyuls 1953 (tableau n° 21), qui porte sur la descendance de 716 femelles, avait en effet déjà fourni à elle seule presque tous les mutants que l'analyse de 1.222 femelles a révélés. Et l'extension de l'étude de la descendance de 1.222 à 5.095 femelles n'a apporté aucun nouveau phénotype aberrant. Il faut, bien entendu, aussi compter avec la création de

nouvelles mutations d'une part et avec la forte élimination de mutants par la sélection naturelle d'autre part.

En tenant compte des résultats consignés dans les tableaux nos 20 et 21 et dans la liste des phénotypes mutants, on peut conclure que la fréquence des mutants à l'état hétérozygote est extrêmement élevée, mais que la gamme de phénotypes différents est moins large qu'on aurait pu le penser. A peu près la moitié de tous les phénotypes aberrants affectent les ailes et leurs nervures.

Une bonne partie des phénotypes mutants ne semblent pas avoir une grande importance pour la valeur sélective des animaux. On est tenté de parler de caractères décoratifs, mais la prédominance du phénotype sauvage dans les populations naturelles ; le fait que même ces caractères « décoratifs » sont très fréquents à l'état hétérozygote, mais rares à l'état homozygote, indiquent plutôt qu'il ne s'agit pas de phénotypes neutres dans la sélection. Certains de ces phénotypes mutants n'ont peut-être pas une valeur sélective négative à cause de leur manifestation morphologique, mais sont associés par effet pléiotrope à un caractère qui affecte une fonction physiologique. En l'absence de toute analyse expérimentale de la valeur sélective de ces caractères « décoratifs » il serait en tout cas imprudent de se prononcer.

Quand on considère la fréquence de chacun des phénotypes aberrants, on voit que les soies doublées se trouvent dans la descendance d'à peu près la moitié des femelles. Mais à côté de ce caractère, qui pourrait ne pas avoir une grande importance pour la Mouche, on trouve des fréquences élevées de caractères comme les ailes froissées, les ampoules sur les ailes, les ailes écartées, les couleurs aberrantes des yeux, les segments déformés, qui ne peuvent guère être neutres dans la sélection. Leur abondance — à l'état hétérozygote — s'explique sans doute par l'avantage des hétérozygotes sur les homozygotes.

Il eût été instructif de pouvoir comparer la fréquence de certains de ces phénotypes mutants dans différentes populations. On pouvait espérer trouver ainsi des caractéristiques géographiques, comme on l'a fait pour les arrangements chromosomiques et pour des caractères quantitatifs. Cinq souches marquées ont été constituées dans ce dessein, comportant en tout 20 gènes mutants, préalablement isolés de la population de Banyuls.

- A : Corps foncé, couleur des yeux corail, soies scutellaires et thoraciques doublées, ailes écartées, petite nervure supplémentaire à l'extérieur de la veine longitudinale 5.
- B : Pseudotumeurs dans l'abdomen, couleur des yeux brun très foncé, ailes légèrement découpées au bout sous forme de franges, nervures supplémentaires.
- C : Couleur des yeux rouge écarlate, nombre de facettes réduit, soies scutellaires et thoraciques plus épaisses, ailes découpées au bout.

D : Couleur des yeux brun marron, surface des yeux rugueuse, soies thoraciques désordonnées, bavures sur la deuxième nervure longitudinale.

E : Soies thoraciques et scutellaires partiellement absentes, cinquième nervure longitudinale réduite, nervures longitudinales 2, 3 et 4 réduites.

1.600 mâles, provenant de 23 populations françaises, ont été croisés successivement avec des femelles vierges des cinq souches marquées. Ces mâles ont été capturés en même temps et dans les mêmes populations qu'une partie des femelles qui ont servi à l'établissement de la liste des phénotypes mutants.

Le résultat de ce long travail est décevant. La fréquence des 20 gènes marqueurs est très basse ou nulle dans les descendance F_1 de ces croisements. Il n'y a que le caractère « corps foncé » qui apparaît dans toutes les populations et atteint la fréquence moyenne élevée de 33,92 0/0. Le caractère « nervures supplémentaires » apparaît dans 4,18 0/0 des descendants F_1 et atteint la même fréquence que celle qui avait été recensée dans les descendance F_2 des femelles capturées dans les populations naturelles.

Si la comparaison entre les différentes populations est sans intérêt, l'expérience a néanmoins donné un résultat.

Puisque l'étude de la descendance F_2 de femelles capturées dans les mêmes populations que ces 1.600 mâles, a montré, que les phénotypes aberrants, qui correspondent à ceux des 20 gènes marqueurs, y sont plus ou moins fréquents, leur absence ou leur très faible fréquence dans les descendance des 1.600 mâles de cette expérience, confirme la présence d'un grand nombre de modificateurs dans les populations naturelles (BUZZATI-TRAVERSO, 1947 a), ou l'influence du contexte génétique sur la manifestation des caractères mutants.

Un autre fait est partiellement responsable de la faible fréquence du marqueur « brun marron » dans la descendance des 1.600 mâles. Une première analyse de 30 souches, portant le phénotype « brun marron » et provenant de plusieurs populations, a montré que ce phénotype n'est pas toujours déterminé par le même gène dans les différentes souches.

Pour plusieurs autres phénotypes il a également été établi que leur localisation n'est pas la même dans toutes les souches. Mais ces faits ne pourront être exposés correctement qu'après une analyse plus approfondie de la nature génétique des phénotypes mutants.

CHAPITRE VII

DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude de la sélection sexuelle intraspécifique chez *D. melanogaster* et celle de la fréquence des mutants visibles dans les populations naturelles, ne semblent pas avoir à première vue un rapport étroit. Nous essaierons cependant dans ce chapitre de construire une synthèse qui coordonne les conclusions des deux parties de ce travail et d'en indiquer les implications possibles sur la théorie de l'évolution.

Pendant de longs siècles, les zoologistes et les botanistes considéraient les espèces comme des formes immuables. C'est le grand mérite de LAMARCK d'avoir affirmé avec tant de force que les espèces évoluent, et celui de DARWIN d'avoir montré que c'est la sélection naturelle qui détermine les transformations. Au début de ce siècle les généticiens ont trouvé le phénomène de la mutation génique, qui crée au hasard de nouveaux caractères héréditaires. La synthèse des mécanismes de la mutation génique et de la sélection naturelle a donné naissance au néodarwinisme. Aucun dogmatisme n'entache cette jeune discipline de la génétique évolutive, dont les conceptions devront sans doute être remaniées encore bien des fois (TEISSIER, 1952).

Au début, on a pensé que la sélection naturelle trie les mutations au fur et à mesure de leur apparition. Les populations naturelles d'une espèce pouvaient de ce fait avoir des phénotypes sauvages différents, d'une région à l'autre, ou d'un biotope à l'autre et changer au cours du temps. Mais à un endroit et à un moment donnés une espèce était considérée comme une population uniforme. Depuis environ une trentaine d'années, l'étude de populations naturelles d'animaux et de plantes et surtout celle de *Drosophilides* a montré que certains individus d'une population sont hétérozygotes pour des loci de gènes majeurs ou pour des inversions, et parfois même homozygotes pour des gènes mutants.

L'analyse d'une population de *D. melanogaster* dans une cave à vin (tableau n° 18) a mis en évidence des modifications du nombre de phénotypes mutants au cours de trois semaines suivant l'intensité de la pression de sélection. En partant de 2,83 0/0 le taux des phénotypes mutants monte jusqu'à 8,19 0/0. Pour être capable d'une augmentation si rapide des homozygotes mutants, la population doit disposer d'une réserve considérable de loci mutés à l'état hétérozygote. L'étude de descendance de femelles capturées dans des populations naturelles a prouvé que pratiquement toutes les femelles sont hétérozygotes pour au moins un locus, déterminant un caractère visible (tableau n° 20). La plupart des femelles sont même hétérozygotes pour plusieurs caractères mutants à la fois (tableau n° 21). Dans quelques cas exceptionnels une femelle portait jusqu'à 10, 11, 12, 13 et même 14 gènes mutés.

Il est donc certain qu'une population de *D. melanogaster* est à un endroit et à un moment donnés extrêmement hétérogène. Son réservoir en loci mutés pour des oligogènes est beaucoup plus riche qu'on ne le pensait. Il est très probable, bien qu'un contrôle direct de ce fait ne soit pas possible en l'état actuel de nos connaissances, que l'hétérogénéité pour les systèmes polygéniques soit particulièrement forte.

Or, les systèmes polygéniques ont probablement beaucoup plus d'importance pour l'organisme que les oligogènes. Les caractères quantitatifs ainsi que la plupart des caractères physiologiques, comme la fertilité, la vigueur, la résistance contre le froid, les toxiques, les maladies, etc., semblent bien être déterminés par des systèmes polygéniques et dans certains cas même par le degré d'hétérozygotie pour les systèmes polygéniques, sans effet spécifique des éléments polygéniques.

Quand on pense au fait que les organismes et les populations doivent répondre régulièrement à des changements saisonniers et seulement de temps en temps à des changements définitifs de climat, de nourriture, etc., on comprend que la richesse du patrimoine héréditaire obtenue par une forte hétérozygotie et offrant à la sélection naturelle la possibilité d'adaptations temporaires et réversibles soit un grand avantage pour des animaux à courte durée de vie.

Mais même pour des organismes ayant une durée de vie qui dépasse les cycles saisonniers, la richesse du patrimoine héréditaire doit présenter un grand avantage sélectif. Une forte homozygotie mène nécessairement à une spécialisation poussée et diminue les possibilités d'adaptation d'une espèce, qui pourrait la mener rapidement dans une voie sans issue et à l'extinction. Toute spécialisation excessive est sans doute un inconvénient sérieux, qui peut devenir fatal pour une espèce. Il semble bien qu'une certaine hétérozygotie soit une nécessité importante au niveau de l'individu et surtout à celui de l'espèce. Sans pouvoir le prouver directement, il est assez probable qu'un organisme doive toujours atteindre un certain seuil d'hétérozygotie pour les systèmes polygéniques pour être viable.

Nous avons montré, dans la première partie de ce travail, que la sélection sexuelle intraspécifique chez *D. melanogaster* constitue un mécanisme de maintien de l'hétérogénéité des populations naturelles, cumulant ses effets avec ceux de la pression de mutation et de l'afflux de nouveaux gènes par migration.

Ce mécanisme pourrait avoir une certaine importance dans des espèces qui subissent au cours de l'année des fluctuations considérables de leur effectif. Chez *D. melanogaster* une population locale qui compte pendant la saison de la vinification des millions d'individus passe en hiver par un goulot de quelques dizaines d'exemplaires. Si ces quelques Mouches survivantes n'étaient pas très hétérogènes, le génome de l'ensemble de la population s'en trouverait appauvri et sa constitution dépendrait trop du hasard de la survie. Cet argument ne se tourne pas contre l'efficacité de la sélection naturelle. Nous savons bien — et notamment depuis les travaux classiques sur des populations expérimentales de *Drosophiles*

en cage à populations de TEISSIER et de L'HÉRITIER (1933 à 1958 *b*) — que la sélection naturelle agit d'une manière statistique sur les grands nombres. Dans des populations très peu nombreuses le résultat de la sélection dépendrait trop du hasard et pourrait être désastreux, s'il n'y avait pas des mécanismes de maintien de l'hétérogénéité. L'élimination des phénotypes « f » ainsi que « f » et « se » dans les populations du tableau n° 17, accompagnée de la persistance de la vigueur des mâles au même niveau en est une belle démonstration.

Après une longue période d'une croyance sereine des zoologistes dans la pérennité des espèces, les transformistes découvrirent de plus en plus de facteurs qui conditionnent leur évolution continue. De sorte que la génétique évolutive cherche maintenant plutôt les mécanismes qui conservent dans une certaine mesure les normes d'une espèce. LAMARCK a envisagé l'isolement sexuel comme élément conservateur ; mais il pensait qu'on ne le trouve pas dans la nature. De nombreux travaux ont prouvé, depuis, que l'isolement reproductif interspécifique empêche efficacement l'échange de gènes entre espèces. Ce mécanisme contribue ainsi à la conservation des espèces et crée en même temps les conditions indispensables pour une évolution particulière d'une espèce.

Comme nous l'avons déjà vu dans le quatrième chapitre, la sélection sexuelle intraspécifique n'agit pas de la même façon. Elle aboutit à un échange intense des génomes à l'intérieur d'une population spécifique. Elle maintient les conditions indispensables pour une évolution de l'espèce sous la pression de la sélection. Mais à l'instar de l'action conservatrice et novatrice de la sélection naturelle, exposée par TEISSIER (1945), la sélection sexuelle intraspécifique est un mécanisme de régulation, qui protège l'espèce contre des changements rapides et irréversibles du génome tout en permettant des adaptations saisonnières et réversibles. Le maintien d'une forte hétérogénéité dans une population crée les conditions d'une évolution lente sous l'influence de la sélection, qui réagit à des changements du milieu mais il empêche en même temps des changements rapides et fortuits de la constitution génétique d'une population par dérive génique. On sait bien que cette dérive génique peut transformer rapidement une population, quand celle-ci a atteint une forte consanguinité. C'est d'ailleurs pour cette raison que des populations expérimentales, constituées par des souches très homogènes, sont loin des conditions génétiques qu'on trouve dans une population naturelle.

L'étude des mutations visibles dans les populations naturelles de *D. melanogaster*, exposée dans la deuxième partie, n'est pas assez avancée pour mener à des conclusions bien assurées. Ces résultats permettent pourtant d'esquisser une hypothèse concernant un autre phénomène de stabilisation d'une espèce.

Les tableaux nos 20 et 21 montrent que la fréquence des mutants à l'état hétérozygote est très élevée. Ce qui est étonnant c'est la gamme relativement restreinte de phénotypes différents, consignés dans la liste dressée dans le sixième chapitre. On peut supposer que certains phénotypes

mutants disparaissent au fur et à mesure de leur apparition, parce qu'ils ont une valeur sélective négative, même à l'état hétérozygote. On peut également penser à des mécanismes de régulation physiologique et embryologique, qui empêchent la réalisation morphogénétique de certaines transformations géniques. Le fait est bien connu pour des gènes létaux qui n'ont pas d'effet morphologique, mais empêchent l'accomplissement du développement embryonnaire. Il n'est pas exclu que des mutations géniques se produisent, peut-être même fréquemment, qui ne se traduiraient ni par un effet léthal, ni par une manifestation morphologique. Cela signifierait que le nombre de mutations géniques différentes, le nombre de fausses copies de l'ADN ou de lésions de chromosomes pourrait être élevé et surtout de types très variés, comme il faut l'envisager quand on pense à l'immense complexité de ces macromolécules, mais que le phénomène de mutation se traduit assez rarement en une réalisation morphologique nouvelle. Le nombre de possibilités de formations morphogénétiques nouvelles semble être assez restreint pour un type d'organisation donné, c'est-à-dire pour une espèce.

Un autre fait pourrait également expliquer le nombre relativement restreint de phénotypes aberrants. Depuis les travaux classiques d'EPHRUSSI et de BEADLE (1937) nous savons que des mutations qui sont localisées sur des chromosomes différents, et qui ont un effet biochimique différent, peuvent aboutir au même phénotype aberrant. L'analyse du mutant « brun marron » et de quelques autres mutants mentionnés dans la deuxième partie a montré que le même phénotype peut être déterminé par des gènes qui n'occupent pas les mêmes loci d'une souche à l'autre. Cela signifie évidemment qu'il existe dans une population autant d'allèles sauvages pour un phénotype donné. Et bien qu'un phénotype mutant, comme par exemple la couleur des yeux « brun marron », se trouve dans la descendance de 17,43 0/0 des femelles, on ne le retrouve que dans 0,39 0/0 des mâles croisés avec des femelles de la souche marquée « D ». Plus le nombre de loci, qui déterminent le même phénotype, est élevé dans une population, plus il y a de chance qu'un tel locus muté se trouve en face de son allèle sauvage dominant. La multiplicité des loci pour un même phénotype (il ne s'agit ici bien entendu pas de systèmes polygéniques) est un facteur de stabilisation de l'espèce, qui la protège contre une dérive génique fortuite, qui pourrait être néfaste. Cela n'empêche nullement la possibilité de l'efficacité de la sélection naturelle en faveur d'un gène muté, dès que celui-ci présente dans de nouvelles conditions une valeur sélective supérieure par rapport à l'ancien allèle sauvage.

Rien n'empêche de penser que c'est sous la pression de la sélection naturelle elle-même que la multiplicité des loci pour un phénotype favorable donné s'est installée dans une population, si celle-ci constitue un avantage.

On peut conclure que la sélection sexuelle intraspécifique est un facteur de maintien du degré élevé d'hétérozygotie qu'on constate dans les populations naturelles de *D. melanogaster*. L'hétérogénéité d'une popu-

lation conditionne son équilibre génétique, tout en constituant le réservoir pour les changements évolutifs à venir.

Les résultats présentés dans ce travail ne se basent que sur relativement peu de souches d'une seule espèce. Il serait donc prématuré de vouloir étendre les conclusions telles quelles à d'autres organismes notamment aux plantes à autofécondation et aux animaux à reproduction parthénogénétique. Le problème de la stabilité des espèces aussi bien que celui de leur évolution est complexe et vaste. Il occupera sans doute encore pendant longtemps une place importante dans plusieurs branches de la recherche biologique.

RÉSUMÉ

PREMIÈRE PARTIE

Si les échanges de gènes entre espèces étaient fréquents, la classification des organismes en unités systématiques serait impossible. Or on connaît depuis longtemps et de plus en plus de mécanismes d'isolement reproductif qui empêchent les croisements entre espèces.

Un certain nombre d'auteurs affirment qu'il existe également des formes d'isolement sexuel à l'intérieur d'une espèce, qui favorisent les croisements entre les porteurs du même génotype et que l'isolement sexuel intraspécifique constitue le plus important mode de l'évolution des espèces.

Dans la première partie de ce travail les modalités de la sélection sexuelle intraspécifique chez *D. melanogaster* sont étudiées. Des populations temporaires, composées soit de femelles « v », de mâles « v » et de mâles « cn », soit de femelles « cn » et des deux mêmes types de mâles prouvent que les mâles « cn » ont toujours un grand avantage sélectif sur les mâles « v ». Dans les deux types de populations l'écart en faveur des mâles « cn » est le même.

Dans une autre série de populations temporaires, composées de femelles « v », de mâles « v » et de mâles sauvages, on trouve un avantage sélectif des mâles « v » sur les mâles sauvages. L'écart de la panmixie en faveur des mâles « v » varie systématiquement avec le taux de mâles dans la population. Quand les mâles sont nombreux, l'avantage des mâles « v » est particulièrement élevé. Il y a panmixie dans les populations qui comportent de 17 0/0 à 40 0/0 de mâles. Quand il n'y a que très peu de mâles dans la population, on constate de nouveau un avantage des mâles « v ».

Ces faits s'accordent mal avec l'hypothèse d'un choix exercé par les femelles parmi les partenaires. Ils ne sont pas en contradiction avec l'hypothèse d'une différence de la vigueur des mâles qui détermine des écarts à la panmixie.

Toutes ces populations étaient constituées avec de très jeunes Mouches. Quand on répète les expériences avec des femelles et des mâles âgés d'au moins 2 jours au début de l'expérience, on retrouve le même avantage

sélectif pour les mâles « cn » en compétition avec les mâles « v ». Le grand écart à la panmixie n'est donc pas imputable à une différence de l'âge de la maturité sexuelle des deux types de mâles.

Pour établir une expression quantitative de la vigueur des mâles, on a déterminé le nombre de femelles fécondées par un mâle dans un temps donné. Ainsi on constate que les mâles « cn » fécondent toujours plus de femelles que les mâles « v », et ceci indépendamment du génotype des femelles utilisées.

L'observation du comportement de couples prouve définitivement, qu'il y a des différences importantes dans le comportement sexuel des deux types de mâles.

Les mâles « cn » commencent leur parade nuptiale un peu plus tôt, l'accomplissent avec plus de persistance et avec une grande intensité, procèdent plus souvent à des essais d'accouplement et arrivent plus rapidement à l'accouplement, que les mâles « v ».

Plusieurs séries d'expériences servent à l'étude du déterminisme génétique de l'activité sexuelle des mâles.

Le nombre de femelles, fécondées par un seul mâle en 48 heures, varie de 1,18 jusqu'à 4,61 pour onze différentes souches « cn ».

Quand on croise les souches « cn » et « v » avec la souche sauvage « Oregon R-C » et quand on reconstitue ensuite en F_2 en partant des produits de la ségrégation plusieurs nouvelles souches « cn » et « v », la vigueur des mâles « cn » est différente d'une souche à l'autre et aussi par rapport à la souche parentale.

En isogénéisant les souches « cn » et « v » pendant quarante générations, le nombre de femelles fécondées par un mâle au cours de 48 heures, est exactement le même pour les souches « cn » et « v ».

Ces expériences prouvent que la vigueur des mâles n'est pas un effet pléiotrope des gènes « cn » et « v », mais qu'elle est probablement déterminée par un système polygénique.

La comparaison de souches maintenues depuis longtemps au laboratoire avec des souches fraîchement capturées dans des populations naturelles, révèle une grande différence de la moyenne de la vigueur des mâles dans les deux groupes. Les mâles du premier groupe de souches fécondent en moyenne 43,2 0/0 des femelles, ceux du deuxième groupe 73,1 0/0 de femelles.

Le croisement de deux souches, dont les mâles ne fécondent que 23,78 0/0 et 28,31 0/0 de femelles, donne des mâles hybrides qui fécondent 78,43 0/0 de femelles. D'autres types de mâles hybrides confirment cette hétérosis pour la vigueur des mâles.

Si on prend soin de conserver à chaque repiquage un grand nombre de reproducteurs, l'augmentation de la vigueur des mâles par un seul croisement initial de deux souches se maintient à peu près au même niveau pendant au moins 60 générations.

Mais le croisement de deux souches, qui étaient au préalable isogénéisées pendant de longues générations, n'augmente pas la vigueur des mâles.

Toutes ces expériences trouvent une explication cohérente, si on admet que la vigueur des mâles est déterminée par leur degré d'hétérozygotie pour les systèmes polygéniques.

La discussion des travaux exposés dans la première partie mène aux conclusions suivantes :

1° Les croisements dans les populations mendéliennes de *D. melanogaster* ne se font pas au hasard.

2° Les mâles sauvages n'ont pas systématiquement un avantage sélectif sur les mâles mutants.

3° Aucun cas très sûrement établi d'isolement sexuel intraspécifique du type homogamique n'est connu à ce jour.

4° Rien ne prouve un choix exercé par les femelles dans les croisements intraspécifiques. Ce sont les taux de la réceptivité des femelles et de la vigueur des mâles qui déterminent les écarts de la panmixie qu'on constate.

5° La vigueur des mâles est déterminée par leur degré d'hétérozygotie pour les systèmes polygéniques.

6° L'application de ce type d'hétérosis à la sélection des animaux de laboratoire et des animaux domestiques semble possible.

7° Si la sélection sexuelle interspécifique est une barrière, qui empêche l'échange des gènes entre les espèces, la sélection sexuelle intraspécifique est au contraire un mécanisme qui favorise au maximum l'échange de gènes entre les individus d'une même espèce.

DEUXIÈME PARTIE

La deuxième partie de ce travail traite de la fréquence des phénotypes aberrants et des mutations visibles à l'état hétérozygote dans les populations naturelles de *D. melanogaster*.

L'étude morphologique de presque 6.000 Mouches, capturées dans trois populations différentes, montre que la fréquence des phénotypes aberrants est deux fois plus élevée chez les femelles que chez les mâles. On trouve dans les deux sexes, mais surtout chez les femelles, une augmentation de la fréquence des phénotypes aberrants, quand la nourriture dans les caves de vin devient abondante et quand le nombre de Mouches devient très important. Cet accroissement du nombre des mutants est probablement imputable à la diminution de la pression de sélection d'une part et à l'augmentation du taux de consanguinité d'autre part.

La classification des phénotypes aberrants montre que 61 0/0 affectent les soies et que tous les autres mutants, qui concernent le corps, les yeux, les ailes et les nervures des ailes, ne représentent qu'un peu plus du tiers de tous les phénotypes aberrants.

Ces travaux laissent prévoir l'existence d'un grand nombre de loci mutés à l'état hétérozygote dans les populations naturelles de *D. melanogaster*. Une étude des descendants F_1 et F_2 de 5.000 femelles capturées

dans des populations naturelles a prouvé que pratiquement toutes les femelles étaient porteurs d'au moins un locus muté à l'état hétérozygote. Bien souvent une seule femelle révèle dans sa descendance plusieurs mutants, dans des cas exceptionnels jusqu'à quatorze mutants.

La répartition des femelles qui portent de zéro à quatorze mutants correspond assez bien à une distribution de Poisson. On peut en conclure, que l'apparition et la répartition des mutations à l'état hétérozygote dans les populations naturelles répond assez bien aux lois du hasard.

L'inventaire des caractères mutants trouvés dans la descendance de 716 femelles d'une seule population s'enrichit de quelques mutants seulement, quand l'étude est étendue à la descendance de 1.222 femelles provenant de plusieurs populations. L'analyse de presque 4.000 autres descendances n'apporte pas de nouveaux phénotypes.

Un essai de détermination de la fréquence de certains gènes mutants par croisement de mâles capturés dans des populations naturelles avec des femelles de plusieurs souches marquées montre l'abondance, dans les populations naturelles, de gènes modificateurs ou d'autres mécanismes qui empêchent la manifestation de certains gènes.

SUMMARY

FIRST PART

Should exchanges of genes between species be frequent, the classification of organisms in systematical units would be impossible. For a long time, and as years go by, more mechanisms of reproductive isolation which prevent crosses between species, are known.

Some authors think, that there also exist forms of sexual isolation within a species, which are favouring the crosses between the carriers of the same genotype and that intraspecific sexual isolation constitutes the most important mode of evolution of species.

The first part of this work concerns the study of the factors of the intraspecific sexual isolation in *D. melanogaster*. Temporary limited populations composed of « v » females, « v » males and « cn » males or of « cn » females, « v » males and « cn » males prove that the « cn » males always have a great selective advantage upon « v » males. The deviation in favour of the « cn » males, in the two types of populations, is the same.

In another series of temporary populations, composed of « v » females, « v » males and wild type males, there is always a selective advantage of the « v » males upon wild type males. The deviation from the panmixia in favour of « v » males changes systematically with the ratio of the males in the population. If males are numerous, the advantage of « v » males is particularly high. Panmixia exists in populations having a percentage

of 17 to 40 0/0 males; in populations where males are few, the advantage is again for « v » males.

These facts are therefore not in agreement with the hypothesis of a choice of partners by females; but are not in contradiction with the hypothesis of a difference of the males' vigour causing the deviation in the panmixia.

All these stocks were set with very young flies. If experiments are repeated with females and males, at least two days old, at the beginning of the experiment, one finds again the same selective advantage of the « cn » males compared with « v » males. Therefore the great deviation from the panmixia cannot be ascribed to a difference in the age of the sexual maturity of the two types of males.

For the quantitative evaluation of the males' vigour, the amount of females fertilized by one male in a given time, has been established. Consequently, one finds, that independently of the genotype of females, « cn » males fertilize always more females than do « v » males.

By observing the behaviour of couples, it finally proves the existence of important differences in the sexual behaviour of the two types of males.

The « cn » males start their courtship a little bit earlier, execute it with a greater persistency and it is more intensive, they also try more frequently to mate, and usually proceed to it earlier than « v » males.

Several series of experiments have been made to study the genetical basis of the sexual activity of males.

The amount of females fertilized in 48 hours by one male, ranges from 1.18 to 4.61 in eleven different « cn » stocks.

If « cn » and « v » stocks are crossed with the wild type stock « Oregon R-C » and if, in the F_2 , several « cn » and « v » stocks are reconstituted, the « cn » males' vigour is different in the various stocks, compared with that of the parental stock.

By isogenisation of the « cn » and « v » stocks, during 40 generations, the amount of females fertilized by one male in 48 hours becomes exactly the same, both in « cn » and « v » stocks.

These experiments prove, that the males' vigour is not a pleiotropic effect of the genes « cn » and « v », but is probably determined by a polygenic system.

The comparison of stocks maintained for a long time in the laboratory, with stocks freshly captured in natural populations disclosed a great difference of the mean vigour of males of the two groups. Males of the first group of stocks fertilize, in the mean 43.2 0/0 of the females, those of the second group 73.1 0/0.

When males of two stocks fertilize only 23.78 0/0 and 28.31 0/0 of the females, the crossing of the two stocks produces hybrid males, which fertilize 78.43 0/0 of the females. Other types of hybrid males confirm this heterosis for the males' vigour.

If one takes care to keep a great number of parents each time a new

generation is constituted, the raise of the males' vigour by one initial crossing of two stocks is maintained at approximately the same level for at least 60 generations. But the crossing of two stocks, which were made isogenic by crosses during many generations, does not increase the males' vigour.

All these experiments are coherently explained, if one admits that the males' vigour is determined by their degree of heterozygosity for polygenic systems.

The discussion of the work exposed in this first part leads to the following conclusions:

1° Crossings in mendelian populations of *D. melanogaster* are not at random.

2° Wild type males have not systematically a selective advantage upon mutant males.

3° No very sure case of intraspecific sexual isolation of a homogamic type is known until now.

4° Nothing proves a choice is made by females in intraspecific crossings. The deviations from panmixia are determined by the levels of the females' receptivity and the males' vigour.

5° The males' vigour is determined by the degree of heterozygosity for polygenic systems.

6° The application of this type of heterosis to the selection of laboratory and domesticated animals, seems possible.

7° If interspecific sexual selection is a barrier, which prevents the exchange of genes between species, intraspecific sexual selection is, on the contrary a mechanism which favours strongly exchanges of genes between individuals of a species.

SECOND PART

The second part of this work deals with the frequency of aberrant phenotypes and visible mutations in heterozygote state in natural populations of *D. melanogaster*.

The morphological study of nearly 6,000 flies, captured in three different populations, shows that the frequency of aberrant phenotypes is twice as high in females than in males. When food in wine caves is abundant, and when the number of flies becomes very important, one finds a rise of the frequency of aberrant phenotypes in both sexes, but especially in females. This rise of the number of mutants is probably a consequence of the decrease of the selection pressure on the one side, and of the increase of the degree of consanguinity, on the other side.

The classification of the aberrant phenotypes shows that 61 0/0 concern the bristles and that all other mutants concerning: body, eyes, wings and wing veins, represent only a little bit more than one third of all aberrant phenotypes.

From what precedes, it is easy to foresee a great number of mutated

loci at heterozygote state in natural populations of *D. melanogaster*. A study of the F_1 and F_2 of 5,000 females, captured in natural populations, proves that practically all females were carriers of at least one mutated locus at heterozygote state. Often a female discloses in her progeny several mutants, in exceptional cases up to fourteen mutants.

The distribution from females carrying from zero to fourteen mutants fits quite well with a Poisson distribution. It may be concluded that the apparition and distribution of mutations at heterozygote state in natural populations are suitably at random. It has been found that mutant characters, of offspring of 716 females of a single population, raises of few units only when studying offspring of 1,222 females of various stocks, and when analyzing some other 4,000 offspring it does not contribute to give any new phenotypes.

An attempt to determine the frequency of certain mutant genes by crossing males captured in natural populations with females of several marked stocks, shows the abundance of modifiers or of other mechanisms which prevent the expression of certain genes.

ZUSAMMENFASSUNG

ERSTER TEIL

Die Einteilung der Organismen in systematische Einheiten wäre unmöglich, wenn der Austausch von Genen zwischen verschiedenen Arten häufig vorkäme. Man kennt seit langem und in zunehmendem Masse Mechanismen der geschlechtlichen Isolation, die die Kreuzung zwischen Arten verhindern.

Verschiedene Autoren nehmen an, dass es auch Formen geschlechtlicher Isolation innerhalb einer Art gibt, die die Kreuzungen zwischen Trägern desselben Genotypus begünstigen und dass die intraspezifische geschlechtliche Isolation der wichtigste Modus der Evolution der Arten ist.

Im ersten Teil dieser Arbeit werden die Modalitäten der intraspezifischen geschlechtlichen Zuchtwahl bei *D. melanogaster* untersucht. Temporäre Populationen, die entweder aus « v » Weibchen, « v » Männchen und « cn » Männchen, oder aus « cn » Weibchen, « v » Männchen und « cn » Männchen zusammengesetzt sind, beweisen, dass die « cn » Männchen immer einen selektiv wesentlich höheren Wert haben, als die « v » Männchen. In den beiden Sorten von Populationen findet man denselben Vorsprung der « cn » Männchen.

In einer andern Serie temporärer Populationen, die aus « v » Weibchen, « v » Männchen und Wild-Männchen zusammengesetzt sind, findet man einen selektiv höheren Wert der « v » Männchen gegenüber den Wild-Männchen. Die Abweichung von der Panmixie zugunsten der « v » Männchen steht im Zusammenhang mit der Proportion der Männchen

in der Population. Wenn die Männchen zahlreich sind, ist der Vorteil der « v » Männchen besonders gross. Die Populationen, die 17 0/0 bis 40 0/0 Männchen aufweisen, zeigen Panmixie. Wenn es nur wenige Männchen in der Population hat, stellt man von neuem einen Vorteil der « v » Männchen fest.

Diese Tatsachen vereinbaren sich schlecht mit der Hypothese einer von den Weibchen ausgeübten Wahl der Partner. Sie stehen nicht im Widerspruch mit der Hypothese eines Unterschiedes der Vitalität der Männchen, die die Abweichungen von der Panmixie bestimmt.

Alle bisher genannten Populationen waren aus sehr jungen Fliegen zusammengesetzt. Wenn die Versuche mit Männchen und Weibchen durchgeführt werden, die zu Beginn des Versuches mindestens zwei Tage alt sind, findet man den gleichen selektiven Vorteil der « cn » Männchen in Konkurrenz mit « v » Männchen. Die grosse Abweichung von der Panmixie kann also nicht einem Unterschiede des Alters der Geschlechtsreife der beiden Männchen zugeschrieben werden.

Um die Vitalität der Männchen quantitativ festsetzen zu können, wurde die Anzahl der von einem Männchen in einer bestimmten Zeitspanne befruchteten Weibchen bestimmt. Auf diese Art stellt man fest, dass die « cn » Männchen, unabhängig vom verwendeten Weibchentyp, in jedem Fall mehr Weibchen befruchten, als die « v » Männchen.

Die Beobachtung des Verhaltens von Fliegenpärchen beweist, dass wichtige Unterschiede im sexuellen Verhalten der beiden Sorten von Männchen bestehen.

Die « cn » Männchen beginnen ihren Hochzeitstanz etwas früher, führen ihn intensiver und mit grösserer Ausdauer durch, schreiten häufiger zu Begattungsversuchen und begatten sich früher, als die « v » Männchen.

Mehrere Versuchsreihen sind dem Studium des Erbmechanismus der geschlechtlichen Spannkraft der Männchen gewidmet.

Die Anzahl der von einem einzigen Männchen während 48 Stunden befruchteten Weibchen variiert für elf verschiedene « cn » Stämme von 1,18 bis 4,61.

Wenn man die beiden Stämme « cn » und « v » mit dem Wildstamm « Oregon R-C » kreuzt und in der F_2 , ausgehend von den Spaltungsprodukten mehrere neue « cn » und « v » Stämme schafft, stellt man fest, dass die Vitalität der « cn » Männchen verschieden ist von einem Stamm zum andern und auch in Bezug auf den Elternstamm.

Wenn man die beiden Stämme « cn » und « v » während 40 Generationen zwecks Genaustausch kreuzt, ist die Zahl der von einem Männchen während 48 Stunden befruchteten Weibchen genau dieselbe für die beiden Stämme.

Diese Versuche beweisen; dass die Vitalität der Männchen nicht ein pleiotroper Effekt der Gene « cn » und « v » ist, sondern dass sie wahrscheinlich durch ein System von Polygenen bestimmt wird.

Der Vergleich von seit langem im Laboratorium gehaltenen Stämmen mit frisch in Naturpopulationen eingefangenen Stämmen deckt einen

grossen Unterschied in der durchschnittlichen Vitalität der Männchen in den beiden Gruppen auf. Die Männchen der ersten Gruppe von Stämmen befruchten im Durchschnitt 43,2 0/0 der Weibchen, diejenigen der zweiten Gruppe 73,1 0/0 der Weibchen.

Durch Kreuzung zweier Stämme, deren Männchen nur 23,78 0/0 respektive 28,31 0/0 der Weibchen befruchten, erhält man Hybridenmännchen, die 78,43 0/0 der Weibchen befruchten. Andere Typen von Hybridenmännchen bestätigen diese Heterosis für die Vitalität der Männchen.

Die Steigerung der Vitalität der Männchen kann während mindestens 60 Generationen, ausgehend von einer einzigen Initialkreuzung, auf ungefähr demselben Niveau gehalten werden, wenn man dafür sorgt, dass für jede neu angesetzte Kultur eine grosse Zahl von Elterntieren verwendet wird.

Die Kreuzung zweier verschiedener Stämme, die vorher während einer grösseren Zahl von Generationen miteinander gekreuzt worden waren erhöht in keiner Weise die Vitalität der Männchen.

Alle diese Versuche finden eine koherente Erklärung, wenn man annimmt, dass die Vitalität der Männchen durch den Grad ihrer Heterozygotie für die Polygensysteme bestimmt wird.

Die Diskussion der im ersten Teil dargestellten Arbeiten führt zu folgenden Schlussfolgerungen :

1° Die Kreuzungen in Mendelpopulationen von *D. melanogaster* erfolgen nicht nach dem Gesetze des Zufalls.

2° Die Wildmännchen haben nicht immer einen selektiven Vorteil gegenüber den Mutantenmännchen.

3° Bis zum heutigen Tage ist kein wirklich sicherer Fall von intraspezifischer geschlechtlicher Zuchtwahl homogamer Art bekannt.

4° Für Kreuzungen innerhalb einer Art liegen keine Beweise für eine von den Weibchen ausgeübte Partnerwahl vor. Die von der Panmixie konstatierten Abweichungen werden durch die Empfänglichkeit der Weibchen und die Lebenskraft der Männchen bestimmt.

5° Die Vitalität der Männchen wird durch den Grad ihrer Heterozygotie für die Polygensysteme bestimmt.

6° Die Anwendung dieses Typs von Heterosis auf die Selektion von Laboratoriumstieren und von Haustieren scheint möglich zu sein.

7° Die interspezifische geschlechtliche Zuchtwahl ist eine Schranke, die den Austausch von Genen zwischen den Arten verhindert, während die intraspezifische geschlechtliche Zuchtwahl im Gegenteil ein Mechanismus ist, der einen grösstmöglichen Genaustausch zwischen Individuen einer Art begünstigt.

ZWEITER TEIL

Der zweite Teil dieser Arbeit behandelt die Häufigkeit der abweichenden Phänotypen und der sichtbaren Mutationen, die sich im heterozygoten Zustande in natürlichen Populationen von *D. melanogaster* vorfinden.

Das morphologische Studium von nahezu 6.000 Fliegen, die in drei verschiedenen Populationen eingefangen wurden, zeigt dass die Häufigkeit aberranter Phänotypen bei Weibchen doppelt so gross ist, als bei Männchen. Man findet in beiden Geschlechtern, aber insbesondere bei den Weibchen, eine grössere Häufigkeit aberranter Phänotypen, wenn die Nahrungsquellen in den Weinkellern üppig werden und wenn die Fliegen sehr zahlreich sind. Diese Zunahme der Zahl der Mutanten kann wahrscheinlich einerseits der Abnahme des Selektionsdruckes und andererseits der Erhöhung des Grades der Blutsverwandschaft zugeschrieben werden.

Die Klassifizierung der aberranten Phänotypen zeigt, dass 61 0/0 die Borsten betreffen, und dass alle andern Mutanten des Körpers, der Augen, der Flügel und der Flügeladern nur wenig mehr als einen Drittel aller aberranten Phänotypen darstellen.

Diese Untersuchung lässt eine grosse Anzahl mutierter Loci im heterozygoten Zustande in natürlichen Populationen von *D. melanogaster* voraussehen. Das Studium der ersten und der zweiten Nachkommen-generation von 5.000 in Naturpopulationen eingefangenen Weibchen hat bewiesen, dass sozusagen alle Weibchen Träger mindestens eines mutierten Locus im heterozygoten Zustande waren. Oft zeigt ein einziges Weibchen in seiner Nachkommenschaft mehrere Mutanten, in Ausnahmefällen bis zu vierzehn Mutanten.

Die Streuung der Weibchen, die von null bis vierzehn Mutanten aufweisen, entspricht ziemlich gut einer Poisson-Verteilung. Man kann daraus ableiten, dass das Vorkommen der Mutationen im heterozygoten Zustande in den Naturpopulationen ziemlich genau dem Zufallsgesetz folgt.

Das Inventar der mutierten Merkmale, die in der Nachkommenschaft von 716 Weibchen einer einzigen Population gefunden wurden, bereichert sich nur um wenige Mutanten, wenn die Untersuchung auf 1.222 Weibchen aus verschiedenen Populationen ausgedehnt wird. Die Analyse von nahezu 4.000 weiteren Nachkommenschaften ergibt keine neuen Phänotypen.

Ein Versuch der Bestimmung der Häufigkeit bestimmter mutierter Gene durch die Kreuzung von Männchen, die in Naturpopulationen eingefangen wurden, mit Weibchen verschiedener markierter Stämme, zeigt die Häufigkeit von Modifikationsgenen oder anderer Mechanismen, die die Manifestation bestimmter Gene in den Naturpopulationen verhindern.

(Laboratoire de Génétique évolutive
et de Biométrie du C. N. R. S. à Gif-sur-Yvette, S.-et-O.).

BIBLIOGRAPHIE

BARIGOZZI (Cl.). — 1945. — Differenze genotipiche in popolazioni naturali di *Drosophila melanogaster* sulla base di un carattere quantitativo, e sua analisi genetica. *R. C. Ist. Lombardo, Cl. Sci.*, 79, 325-344.

- BASTOCK (M.). — 1956. — A gene mutation which changes a behavior pattern. *Evolution*, **10**, 421-439.
- BASTOCK (M.) and MANNING (A.). — 1955. — The courtship of *Drosophila melanogaster*. *Behaviour*, **8**, 85-111.
- BATEMAN (A. J.). — 1948. — Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, **2**, 349-368. — 1949. — Analysis of data on sexual isolation. *Evolution*, **3**, 174-177.
- BERG (R. L.). — 1941. — A genetical analysis of wild populations and differences between wild and laboratory lines of *Drosophila melanogaster*. *D. I. S.*, **15**, 20-23. — 1942 a. — Mutability as dependent on the degree of isolation of populations of *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. U. R. S. S.*, **36**, 71-75. — 1942 b. — Dominance of deleterious mutations in the populations of *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. U. R. S. S.*, **36**, 212-218. — 1944. — Genetical analysis of the *Drosophila melanogaster* population of Delizhan (Armenia). *Bull. Acad. Sci. U. R. S. S.*, **1**, 51-58.
- BESSON (M.). — 1960. — *Relations entre le degré d'hétérozygotie et la vigueur des mâles chez Drosophila melanogaster*. Diplôme d'Études Supérieures de Sciences Naturelles, Faculté des Sciences, Paris.
- BOCQUET (C.). — 1953. — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jæra marina* (Fabr.) (Isopodes asellotes). *Arch. Zool. Exp. et Générale*, **90**, 187-450.
- BÖSIGER (E.). — 1951. — Isolement sexuel entre deux souches de *Drosophila melanogaster*. *Experientia*, **7**, 178-179. — 1953 a. — Recherches sur l'isolement sexuel dans les populations expérimentales de *Drosophila melanogaster*. Influence de l'âge des individus sur le coefficient préférentiel. *Experientia*, **9**, 221-222. — 1953 b. — Isolement sexuel entre deux souches mutantes de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **237**, 934-936. — 1953 c. — Activité sexuelle des femelles et des mâles de deux souches mutantes de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **237**, 1180-1182. — 1953 d. — Fréquence des mutations visibles dans deux populations naturelles de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **236**, 1999-2002. — 1954. — Sur la fertilité des mâles de deux souches mutantes de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **239**, 1320-1322. — 1957 a. — Sur l'activité sexuelle de plusieurs souches de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **244**, 1419-1422. — 1957 b. — Sur la parade nuptiale des mâles de deux souches de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **244**, 2107-2110. — 1958 a. — Influence de l'hétérosis sur la vigueur des mâles de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **246**, 489-491. — 1958 b. — Déterminisme génétique de l'activité sexuelle des mâles de deux souches mutantes de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **246**, 1304-1306. — 1958 c. — Sur une homéostasie génétique due à un effet d'hétérosis chez *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **247**, 1246-1248.
- BÖSIGER (E.) et BÖSIGER (B.). — 1954. — Influence de l'âge des femelles et des mâles de deux souches mutantes de *Drosophila melanogaster* sur leur fertilité. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **239**, 1008-1010.
- BRIDGES (C. B.) and BREHME (K. S.). — 1944. — The mutants of *Drosophila melanogaster*. *Carnegie Inst. of Washington Publ.*, **552**, 257 p.
- BUCH (L. von). — 1825. — *Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln*. *K. Kgl. Acad. d. Wiss. Berlin*, 132-133.
- BUZZATI-TRAVERSO (A.). — 1942. — La determinazione di frequenze geniche in una popolazione liberamente vivente. *La Ric. Scient.*, **13**, 448-461. — 1947 a. — Genetica di popolazioni in *Drosophila*. V. Frequenze geniche e modificatori in popolazioni selvatiche di *Drosophila melanogaster*. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **4**, 1-40. — 1947 b. — Genetica di popolazioni in *Drosophila*. VI. Analisi delle segregazioni di mutanti presenti in popolazioni naturali. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **4**, 41-64.
- BUZZATI-TRAVERSO (A.) et CAVALLI (L.). — 1945. — Genetica di popolazioni in *Drosophila*. IV. Fenotipi e costituzione genetica in una popolazione di *Drosophila melanogaster*. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **2**, 217-251.
- CHETVERIKOV (B. S.). — 1926. — On some moments of the process of evolution. En russe. *J. exp. Biol.*, **2**, 3-54. — 1927. — Ueber die genetische Beschaffenheit wilder Populationen. *Verh. V. inter. Kongr. Vererb.*, **2**, 1499-1500. — 1928. — The experimental solution of an evolutionary problem. En russe, *Trud. III. Syezd. Zool. Anat. Histol.*, 52-54.
- CROW (J. F.). — 1942. — Cross fertility and isolating mechanisms in the *Drosophila mulleri* group. *Univ. Texas Public.*, n° 4228, 53-67.

- DARWIN (Ch.). — 1877. — *The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom*. D. Appleton and Co., New York. — 1859. — *Ueber die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe ums Dasein*. Trad. V. Carus, Stuttgart, 1899. — 1871. — *Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl*. Trad. V. Carus, Stuttgart (1899) (Trad. 1899). — *Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication*. Trad. V. Carus, Stuttgart.
- DELCOURT (A.). — 1909. — Sur l'apparition brusque et l'hérédité d'une variation chez *Drosophila confusa*. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, **66**, 709-711.
- DE VRIES (H.). — 1901. — *Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich*. Veit. Leipzig, 2 Bde.
- DIEDERICH (G. W.). — 1941. — Non-random mating between yellow-white and wild type *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **26**, 148.
- DOBZHANSKY (T.). — 1937 a. — *Genetics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, New York, 364 p. — 1937 b. — Genetic nature of species differences. *The American Naturalist*, **71**, 404-420. — 1944. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. III. Geographic strains of *Drosophila sturtevantii*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **30**, 335-339. — 1951. — Mendelian populations and their evolution. In : *Genetics in the 20th century*, 573-589, MacMillan Co., New York. — 1952. — Nature and origin of heterosis. In : *Heterosis*, Iowa State College Press, 218-223.
- DOBZHANSKY (T.) and EPLING (C.). — 1944. — Taxonomy, geographic distribution, and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. *Publ. Carnegie Inst. Washington*, **554**, 1-46.
- DOBZHANSKY (T.) and KOLLER (P. Ch.). — 1938. — An experimental study of sexual isolation in *Drosophila*. *Biologisches Zentralblatt*, **58**, 589-607.
- DOBZHANSKY (T.) and MAYR (E.). — 1944. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. I. Geographic strains of *Drosophila willistoni*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **30**, 238-244.
- DOBZHANSKY (T.) and WALLACE (B.). — 1953. — The genetics of homeostasis in *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **39**, 162-171.
- DUBININ (N. P.). — 1928. — Influence of repeated fertilization upon the character of the offspring in *Drosophila melanogaster* (In russian). *J. Exp. Biol.*, **4**, 131-159. — 1941. — The genetic structure and the evolution of species. *D. I. S.*, **15**, 23.
- DUBININ et coll. — 1934. — Experimentalni analiz ekogenotipov *D. melanogaster* (en russe). *Biol. Zhurnal*, **3**, 166-195. — 1936. — Genetic constitution and gene dynamics of wild populations of *D. melanogaster*. *Biol. Zhurnal*, **5**, 962-976. — 1937. — Aberrant polymorphism in *D. fasciata*. *Biol. Zhurnal*, **6**, 311-354.
- DUNCAN (F. N.). — 1930. — Some observations on the biology of the male *Drosophila melanogaster*. *American Naturalist*, **64**, 545-551.
- ELENS (A. A.). — 1957. — Importance sélective des différences d'activité entre mâles ebony et sauvage dans les populations artificielles de *Drosophila melanogaster*. *Experientia*, **13**, 293. — 1958. — Le rôle de l'hétérosis dans la compétition entre « ebony » et son allèle normal. *Experientia*, **14**, 274.
- EPHRUSSI (B.) and BEADLE (G. W.). — 1937. — Development of eye colors in *Drosophila* : transplantation experiments on the interaction of « vermilion » with other eye colors. *Genetics*, **22**, 65-75.
- FISHER (R. A.). — 1930. — *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, 272 p.
- FREIRE-MAIA (N.) and PORTO (M. C.). — 1951. — Measures of sexual activity and mating preferences in *Drosophila*. *Dusenja*, **2**, 323-326.
- GARDNER (E. J.) and GARDNER (M. D.). — 1953. — Further evidence for maternal effect and modifiers of tumorous head genes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Cancer research*, **13**, 689-693.
- GARDNER (E. J.), STOTT (H.) and DEARDEN (D. M.). — 1952. — Modifiers of tumorous head genes in natural populations and laboratory stocks of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **37**, 451-456.
- GERSHENSON, ZAKHARCHENKO et SCARBAN. — 1940. — Fate of mutant individuals in a wild population of *D. fasciata*. *C. R. Acad. Sci. U. R. S. S.*, **N. S.**, **38**, 530-532.
- GORDON (C.). — 1935. — An analysis of two wild *Drosophila* populations. *American Naturalist*, **69**, 381-382. — 1936. — The frequency of heterozygosis in free living populations of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila subobscura*. *J. of Genetics*, **33**, 25-60.

- HALDANE (J. B. S.). — 1924 à 1934. — A mathematical theory of natural and artificial selection. *Proc. of Cambr. Phil. Soc.* — 1954. — *The Biochemistry of genetics*. London, George Allen and Unwin, 144 p. — 1955. — On the biochemistry of heterosis and the stabilization of polymorphism. *Proc. Roy. Soc. B*, **144**, 217-220.
- IVES (P. T.). — 1945. — The genetic structure of American populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **30**, 167-196.
- JENNINGS (H. S.). — 1916. — The numerical results of diverse systems of breeding. *Genetics*, **1**, 53-89.
- KAUFMANN (B. P.) and DEMEREC (M.). — 1942. — Utilization of sperm by the female *Drosophila melanogaster*. *American Naturalist*, **76**, 445-469.
- KING (J. C.). — 1947. — Interspecific relationships within the guarani group of *Drosophila*. *Evolution*, **1**, 143-153.
- KNIGHT (G. R.), ROBERTSON (A.) and WADDINGTON (C. H.). — 1956. — Selection for sexual isolation within a species. *Evolution*, **10**, 14-22.
- LAMARCK (J.). — 1809. — *Philosophie zoologique ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux*. Schleicher, Paris, 1907, 316 p.
- LAMOTTE (M.). — 1951. — Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepæa nemoralis* (L.). Suppl. *Bull. Biol. France et Belgique*, **35**, 1-239.
- LANCEFIELD (D. E.). — 1929. — A genetic study of crosses of two races or physiological species of *Drosophila obscura*. *Z. I. A. V.*, **52**, 287-317.
- LANDAUER (W.). — 1959. — The phenocopy concept : illusion or reality? *Experientia*, **15**, 409-412.
- LERNER (I. M.). — 1954. — *Genetic homeostasis*. Oliver and Boyd, Edinburgh, 134 p. — 1958. — *The genetic basis of selection*. John Wiley, New York, 298 p.
- L'HÉRITIER (Ph.). — 1937. — Étude de variations quantitatives au sein d'une espèce : *Drosophila melanogaster*. *Arch. Zool. Exper. et Génér.*, **78**, 255-356.
- L'HÉRITIER (Ph.), NEEFS (Y.) et TEISSIER (G.). — 1937. — Aptérisme des insectes et sélection naturelle. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **204**, 907-909.
- L'HÉRITIER (Ph.) et TEISSIER (G.). — 1933. — Étude d'une population de *Drosophiles* en équilibre. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **197**, 1765-1767. — 1934. — Sur quelques facteurs du succès dans la concurrence larvaire chez *D. melanogaster*. *C. R. Soc. Biol.*, **116**, 306-308. — 1935. — Recherches sur la concurrence vitale. Étude de populations mixtes de *Drosophila melanogaster* et de *Drosophila funebris*. *C. R. Soc. Biol.*, **118**, 1396-1398. — 1937. — Éliminations des formes mutantes dans les populations de *Drosophiles*. I. Cas des *Drosophiles* « Bar ». *C. R. Soc. Biol.*, **124**, 880-882. — Cas des *Drosophiles* « ebony ». *C. R. Soc. Biol.*, **124**, 882-884.
- LOBASHOV (M. E.). — 1939. — Mixture of sperm in case of polyandry in *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. U. R. S. S.*, **23**, 827-830.
- LUTZ (F. E.). — 1911. — *Experiments with Drosophila ampelophila concerning evolution. The effect of sexual selection*. Publ. Carneg Inst., n° 143, 36-37 (lecture de 1909). — 1911. — *Experiments with Drosophila ampelophila concerning evolution. The inheritance of abnormal venation*. Carnegie Inst., Wash. Public., n° 143, 1-35.
- MATHER (K.) and HARRISON (B. J.). — 1949. — The manifold effect of selection. *Heredity*, **3**, 131-161.
- MAYR (E.). — 1942. — *Systematics and the origin of species from the view-point of a zoologist*. Columbia University Press, New York, 334 p. — 1946 a. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. VI. Isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* and their hybrids. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, **32**, 57-59. — 1946 b. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. VII. The nature of isolating mechanisms between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **32**, 128-137. — 1948. — The bearing of the new systematics on genetical problems. *Adv. Genetics*, **2**, 205-237. — 1950. — The role of the antennæ in the mating behavior of female *Drosophila*. *Evolution*, **4**, 149-154. — 1953. — La specie. *La Ricerca Scientifica*, **23**, 1-59. — 1957 a. — Die denkmöglichen Formen der Artentstehung. *Rev. Suisse de Zool.*, **64**, 219-235. — 1957 b. — Difficulties and importance of the biological species concept in : The species problem. *Amer. Ass. Adv. Sci.*, Washington, 371-388.
- MAYR (E.) and DOBZHANSKY (Th.). — 1945. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. IV. Modification of the degree of isolation between *Drosophila*

- pseudo-obscura* and *Drosophila persimilis* and of sexual preferences in *Drosophila prosaltans*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **31**, 75-82.
- MEDIONI (J.). — 1958. — Le comportement de *Drosophila melanogaster* (Meig.) dans un appareil à choix lumineux : étude comparative de souches sauvages de provenances géographiques diverses. *C. R. Séances Soc. Biol.*, **152**, 1004.
- MERRELL (D. J.). — 1949 a. — Mating between two strains of *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **3**, 266-268. — 1949 b. — Selective mating in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **34**, 370-389. — 1953. — Selective mating as a cause of gene frequency changes in laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **7**, 287-296.
- MILLER (D. D.). — 1950. — Mating behavior in *Drosophila affinis* and *algonquin*. *Evolution*, **4**, 123-134. — 1958. — Sexual isolation and variation in mating behavior within *Drosophila athabasca*. *Evolution*, **12**, 72-81.
- MITTLER (S.). — 1949. — Genetic variation in populations of *Drosophila melanogaster* in the Chicago area. *Illinois Acad. Sci. Trans.*, **42**, 156-158.
- MONTALENTI (G.). — 1959. — Il concetto di selezione sessuale da Darwin ai nostri giorni. *Ricerca Scientifica*, Suppl. **29**, 1-18.
- MORPURGO (G.) et NICOLETTI (B.). — 1956. — Sull'importanza del matrimonio selettivo per la evoluzione di popolazioni artificiali di *Drosophila melanogaster*. *Ricerca Scientifica*, **26**, 61-69.
- MULLER (H. J.). — 1939. — Reversibility in evolution considered from the standpoint of genetics. *Biolog. Rev.*, **14**, 261-280. — 1942. — Isolating mechanisms, evolution and temperature. *Biological Symposia*, **6**, 71-125.
- NACHTSHEIM (H.). — 1927. — Eine Methode zur Prüfung der Lebensdauer genotypisch verschiedener Spermien bei *Drosophila*. *Verh. V. Inter. Kongr. Vererb. Berlin*, 1143-1147.
- NARODITSKAYA (M. B.). — 1941. — Visible mutations in a natural population of *D. fasciata*. *C. R. Acad. Sci. U. R. S. S.*, **30**, 169-171.
- NICOLETTI (B.) et SOLIMA (A.). — 1956. — Sulla selezione sessuale in *Drosophila melanogaster*. *Bollet. di Zoolog.*, **23**, 317-329.
- NONIDEZ (J. F.). — 1920. — The internal phenomena of reproduction in *Drosophila*. *Biol. Bull.*, **39**, 207-230.
- OLENOV (J. M.) et KHARMAC (I. S.). — 1938. — Dynamics of the genic composition in wild *Drosophila melanogaster* population. *C. R. Acad. Sci. U. R. S. S.*, **19**, 409-412. — 1941. — Transformation of normal genotype in wild *Drosophila melanogaster* populations. *D. I. S.*, **15**, 32.
- PATTERSON (J. T.). — 1942. — Studies in the genetics of *Drosophila*. II. Gene variation and evolution. *Univ. of Texas Public.*, n° 4228, 200 p., ainsi que ; 1944, n° 4445 ; 1949, n° 4920 ; 1952, 5204 ; 1954, 5422.
- PATTERSON (J. T.), McDONALD (L. W.) and STONE (W. S.). — 1947. — Sexual isolation between members of the virilis group of species. *Univ. Texas Publ.*, n° 4720, 7-31.
- PATTERSON (J. T.) and STONE (W. S.). — 1952. — *Evolution in the genus Drosophila*. MacMillan, New York, 610 p.
- PATTERSON (J. T.), STONE (W.) and GRIFFEN (A. B.). — 1940. — Evolution of the virilis group in *Drosophila*. *Univ. Texas Public.*, n° 4032, 218-250.
- PEARL (R.). — 1927. — The Growth of populations. *Quart. Rev. of Biol.*, **2**, 532-548.
- PEARSON (K.). — 1903. — Assortative mating in man. *Biometrika*, **2**, 481-498.
- PETIT (C.). — 1951. — Le rôle de l'isolement sexuel dans l'évolution des populations de *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol. France et Belgique*, **85**, 392-418. — 1952. — Un cas de haute mutabilité chez *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci.*, **235**, 745-747. — 1953. — Les variations du coefficient d'isolement sexuel entre deux souches de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci.*, **237**, 203-204. — 1954. — L'isolement sexuel chez *Drosophila melanogaster*. Etude du mutant white et son alléomorphe sauvage. *Bull. Biol.*, **88**, 435-443. — 1955. — Le déterminisme génétique de l'isolement sexuel. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **241**, 521-522. — 1956. — L'influence de la température sur l'isolement sexuel. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **243**, 1678-1680. — 1959. — Le déterminisme génétique et psychophysiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol. France et Belgique*, **42**, 248-329.
- REED (S. C.) and REED (E. W.). — 1950. — Natural selection in laboratory populations of *Drosophila*. II. Competition between a white-eye gene and its wild type allele. *Evolution*, **4**, 34-42.

- RENDEL (J. M.). — 1944. — Genetics and cytology of *Drosophila subobscura*. II. Normal and selective matings in *Drosophila subobscura*. *J. of Genetics*, **46**, 286-302.
- 1951. — Mating of ebony, vestigial and wild type *Drosophila melanogaster* in light and dark. *Evolution*, **5**, 226-230.
- RENSCH (B.). — 1933. — Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 19-83.
- ROBERTSON (F. W.). — 1954. — Gene Interaction and heterosis in *Drosophila*. *Att. IX Congr. Intern. Genetics, Caryologia*, Vol. suppl. 1237-1238.
- ROBERTSON (F. W.) and REEVE (E. C.). — 1955. — Studies in quantitative inheritance. VIII. Further analysis of heterosis in crosses between inbred lines of *Drosophila melanogaster*. *Z. I. A. V.*, **86**, 439-458.
- SANTIBANEZ (S. K.) and WADDINGTON (C. H.). — 1958. — The origin of sexual isolation between different lines within a species. *Evolution*, **12**, 485-493.
- SOKOLOV (N. N.) and DUBININ (N. P.). — 1941. — Permanent heterozygosity in *Drosophila*. *D. I. S.*, **15**, 39-40.
- SPENCER (W. P.). — 1947. — Mutations in wild populations in *Drosophila*. *Adv. in Genetics*, **1**, 359-402.
- SPETT (G.). — 1931. — Gibt es eine partielle sexuelle Isolation unter den Mutationen und der Grundform von *Drosophila melanogaster* Meig.? *Z. I. A. V.*, **60**, 63-83.
- SPIETH (H. T.). — 1947. — Sexual behavior and isolation in *Drosophila*. I. The mating behavior of species of the willistoni group. *Evolution*, **1**, 17-31. — 1951. — Mating behavior and sexual isolation in the *Drosophila virilis* species group. *Behavior*, **3**, 105-145. — 1952. — Mating behavior within the genus *Drosophila*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **99**, 399-474.
- SPIETH (H. T.) and HSU (T. C.). — 1950. — The influence of light on the mating behavior of seven species of the *Drosophila melanogaster* species group. *Evolution*, **4**, 316-325.
- SPURWAY (H.). — 1955. — The sub-human capacities for species recognition and their correlation with reproductive isolation. *Proc. 11th Ornithol. Congr. 1954*, Basel.
- STALKER (H. D.). — 1942. — Sexual isolation studies in the species complex *Drosophila virilis*. *Genetics*, **27**, 238-257.
- STREISINGER (G.). — 1948. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. IX. Behavior of males with etherized females. *Evolution*, **2**, 187-188.
- STURTEVANT (A. H.). — 1915. — Experiments on sex recognition and the problem of sexual selection in *Drosophila*. *The J. of Animal Behavior*, **5**, 351-366.
- 1921. — Genetic studies on *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **5**, 488-500.
- TAN (C.). — 1946. — Genetics of sexual isolation between *D. pseudoobscura* and *D. persimilis*. *Genetics*, **31**, 558-573.
- TEBB (G.) and THODAY (J. M.). — 1956. — Reversal of mating preference by crossing strains of *Drosophila melanogaster*. *Nature*, **177**, 707.
- TEISSIER (G.). — 1942 a. — Vitalité et fécondité relatives de diverses combinaisons génétiques comportant un gène létal chez la Drosophile. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **214**, 241-244. — 1942 b. — Persistance d'un gène létal dans une population de Drosophiles. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **214**, 327-330. — 1943. — Apparition et fixation d'un gène mutant dans une population stationnaire de Drosophiles. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **216**, 88-90. — 1945. — Mécanisme de l'évolution. *La Pensée*, **2**, 5-19 et **3**, 15-31. — 1947 a. — Variation de la fréquence du gène *sepia* dans une population stationnaire de Drosophiles. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **224**, 676-677. — 1947 b. — Variation de la fréquence du gène *ebony* dans une population stationnaire de Drosophiles. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **224**, 1788-1789. — 1952. — Dynamique des populations et taxonomie. *Ann. de la Soc. Roy. de Belgique*, **83**, 23-44. — 1953. — Variations de l'équilibre des gènes dans les populations expérimentales de Drosophiles. *Proc. XIV Int. Congr. Zool. Copenhagen*, 141-144. — 1955. — L'évolution du patrimoine héréditaire dans les populations naturelles. Dans la Progenèse, Centre International de l'Enfance, *Travaux et documents*, **8**, 57-73. — 1957. — Discriminative biometrical characters in French and Japanese *Drosophila melanogaster*. *Cytologia*, suppl. *Proc. Intern. Genetics Symp.*, 1956, 502-505. — 1958 a. — Distinction biométrique des *Drosophila melanogaster* françaises et japonaises. *Ann. de Génét.*, **1**, 2-10. — 1958 b. — *Titres et travaux scientifiques*. Prieur et Robin, Paris, 95 p.

- TIMOFEEFF-RESSOVSKY (N. W.). — 1940. — Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*. *Biol. Zentralbl.*, **52**, 468-476.
- TIMOFEEFF-RESSOVSKY (H. A. et N. W.). — 1927. — Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* Population. *Arch. Entw. Mech. Örg.*, **109**, 70-109.
- WADDINGTON (C. H.). — 1957. — *The strategy of the genes. A discussion of some aspects of theoretical biology*. Allen and Unwin, London, 262 p.
- WAGNER (M.). — 1868. — *Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen*. Leipzig.
- WALLACE (B.). — 1955. — Inter-population hybrids in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **9**, 302-316.
- WALLACE (B.) and DOBZHANSKY (T.). — 1946. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. VIII. Influence of light on the mating behavior of *Drosophila subobscura*, *Drosophila persimilis* and *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **32**, 226-234.
- WHEELER (M. R.). — 1957. — Studies in the genetics of *Drosophila*. IX. Articles on genetics, taxonomy, cytology and radiation. *Univ. Texas Publ.*, n° 5721, 316 p.
- WRIGHT (S.). — 1931. — Evolution in mendelian populations. *Genetics*, **16**, 97-159.
- 1943. — Isolation by distance. *Genetics*, **28**, 114-138.
- ZUITIN (A. I.). — 1941. — The changes in the environment as the principal external factor in natural mutations. *D. I. S.*, **15**, 41-42.
- ZUITIN (A. I.) et PAVLOVETZ (M. T.). — 1940. — Mutation in several populations of *D. melanogaster* under natural conditions. *C. R. Acad. Sci. U. R. S. S.*, N. S., **29**, 483-486.
-

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU N° 1. — Fréquences des femelles « v » et des femelles « cn » fécondées par les mâles « v » et les mâles « cn » au cours de 48 heures en cage à population	20
TABLEAU N° 2. — Fréquences des femelles « vB » fécondées par les mâles « vB » et les mâles sauvages « Oregon R-C » au cours de 48 heures en cage à population	22
TABLEAU N° 3. — Fréquences des femelles « vA » fécondées par les mâles « vA » et les mâles sauvages « Oregon R-C » au cours de 48 heures en cage à population	27
TABLEAU N° 4. — Fréquences des femelles « vA » et des femelles « cn » fécondées par des mâles « vA » et des mâles « cn » au cours de 48 heures en cage à population	28
TABLEAU N° 5. — Fréquences des femelles « v » et « cn » fécondées par des mâles « v » et « cn » âgés au cours de 48 heures en cage à population	33
TABLEAU N° 6. — Influence de l'âge sur la réceptivité des femelles « v » et des femelles sauvages « Oregon R-C »	35
TABLEAU N° 7. — Age de la maturité sexuelle des mâles « cn », « v » et sauvages « Oregon R-C »	36
TABLEAU N° 8. — Age au premier accouplement des femelles et des mâles « cn » et « v »	38
TABLEAU N° 9. — Essais d'accouplements des mâles « cn » et « v »	40
TABLEAU N° 10. — Durée des accouplements en minutes	40
TABLEAU N° 11. — Nombre de différents types de femelles fécondées par les mâles « cn » et « v »	48
TABLEAU N° 12. — Nombre de femelles fécondées par les mâles de plusieurs souches homozygotes pour « cn »	51
TABLEAU N° 13. — Nombre de femelles « v » et « cn » fécondées par des mâles « v » et « cn » après croisement avec la souche sauvage « Oregon R-C »	53
TABLEAU N° 14. — Nombre de femelles « v » et « cn » fécondées par des mâles « v » et « cn » après isogénéisation des deux souches	55

TABLEAU N° 15. — Nombre de femelles fécondées par des mâles de souches élevées au laboratoire et de souches provenant de populations naturelles	59
TABLEAU N° 16. — Nombre de femelles fécondées par des mâles hétérozygotes et par les mâles des souches parentales	61
TABLEAU N° 17. — Maintien d'un effet d'hétérosis pour la vigueur des mâles pendant 60 générations	65
TABLEAU N° 18. — Nombre de mutants et de phénocopies à l'état homozygote dans des populations naturelles	85
TABLEAU N° 19. — Types des phénocopies et des mutations trouvés à l'état homozygote dans des populations naturelles	86
TABLEAU N° 20. — Fréquences des femelles portant des mutants à l'état hétérozygote dans des populations naturelles	89
TABLEAU N° 21. — Nombre de femelles portant 0 à 10 caractères mutants à l'état hétérozygote	90

LISTE DES FIGURES

Fig. n° 1. — Rapport entre l'écart à la panmixie en faveur des mâles « v » en 0/0 et le pourcentage global des mâles dans la population	23
Fig. n° 2. — Évolution de la fréquence des femelles et des mâles « v » dans deux populations permanentes	30
Fig. n° 3. — Évolution de la fréquence des femelles et des mâles homozygotes et hétérozygotes pour le gène « œil réduit » dans une population permanente	31
Fig. n° 4. — Maturité sexuelle des mâles « cn » et « v »	37
Fig. n° 5. — Temps d'attente jusqu'au début de la parade nuptiale pour les mâles « cn » et « v » en présence de femelles « v »	42
Fig. n° 6. — Temps d'attente jusqu'au début de la parade nuptiale pour les mâles « cn » et « v » en présence de femelles « cn »	42
Fig. n° 7. — Temps d'attente jusqu'au début de la copulation pour les mâles « cn » et « v » en présence de femelles « v »	43
Fig. n° 8. — Temps d'attente jusqu'au début de la copulation pour les mâles « cn » et « v » en présence de femelles « cn »	43
Fig. n° 9. — Nombre de femelles « v » fécondées par des mâles « cn » et « v ».	47
Fig. n° 10. — Nombre de femelles « cn » fécondées par des mâles « cn » et « v ».	47

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

La hiérarchie sociale et la sélection sexuelle
chez les oiseaux.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 4 juillet 1961.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J PÉRÈS.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN SARRAILH.

